BULLETIN du MUSÉUM NATIONAL d'HISTOIRE NATURELLE

PUBLICATION BIMESTRIELLE

zoologie

207

N° 297 MARS-AVRIL 1975

BULLETIN
du
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

57, rue Cuvier, 75005 Paris

Le *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, revue bimestrielle, paraît depuis 1895 et publie des travaux originaux relatifs aux diverses branches de la Science.

Les tomes 1 à 34 (1895-1928), constituant la 1re série, et les tomes 35 à 42 (1929-1970), constituant la 2e série, étaient formés de fascicules regroupant des articles divers.

A partir de 1971, le *Bulletin* 3e série est divisé en six sections (Zoologie — Botanique — Sciences de la Terre — Sciences de l'Homme — Sciences physico-chimiques — Écologie générale) et les articles paraissent, en principe, par fascicules séparés.

S'adresser :

— pour les **échanges,** à la Bibliothèque centrale du Muséum national d'Histoire naturelle, 38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris (C.C.P., Paris 9062-62) ;

— pour les **abonnements** et les **achats au numéro,** à la Librairie du Muséum 36, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris (C.C.P., Paris 17591-12 — Crédit Lyonnais, agence Y-425) ;

— pour tout ce qui concerne la **rédaction,** au Secrétariat du *Bulletin*, 57, rue Cuvier, 75005 Paris.

Abonnements pour l'année 1975

Abonnement général : France, 440 F ; Étranger, 484 F.

Zoologie : France, 340 F ; Étranger, 374 F.

Sciences de la Terre : France, 90 F ; Étranger, 99 F.

Botanique : France, 70 F ; Étranger, 77 F.

Écologie générale : France, 60 F ; Étranger, 66 F.

Sciences physico-chimiques : France, 20 F ; Étranger, 22 F.

International Standard Serial Number (ISSN) : 0027-4070.

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
3e série, n° 297, mars-avril 1975, Zoologie 207

SOMMAIRE

L'allométrie pondérale encéphalo-somatique chez les Urodèles.
I. Relations intraspécifiques

par Michel Thireau *

Résumé. — La présente étude porte sur 9 espèces et sous-espèces d'Urodèles : *Salamandra s. fastuosa* (n = 82), *Salamandra s. terrestris* (n = 25), *Triturus h. helveticus* (n = 78), *Triturus a. alpestris* (n = 24), *Euproctus asper castelmouliensis* (n = 33), *Onychodactylus japonicus* (n = 18), *Hydromantes italicus* (n = 24) et *Batrachoseps attenuatus* (n = 25). Après une brève discussion de la morphologie externe de l'encéphale, diverses données pondérales (somatique Ps, encéphalique Pe) et métriques (longueurs museau-cloaque *a*, caudale *b* et totale *c*) sont évaluées selon un protocole strict. La liaison Pe/Ps est la plus étroite chez les Urodèles. Pour une même espèce, son coefficient d'allométrie dépend de nombreux facteurs : mode d'expression mathématique; nombre, origine et maturité des individus. La valeur moyenne obtenue (par l'axe majeur réduit) est comparée à celle qui a été trouvée dans d'autres ordres de Vertébrés.

Abstract. — The present study is on 9 Urodeles species and subspecies : *Salamandra s. fastuosa* (n = 82), *Salamandra s. terrestris* (n = 25), *Triturus h. helveticus* (n = 78), *Triturus a. alpestris* (n = 24), *Euproctus asper castelmouliensis* (n = 33), *Onychodactylus japonicus* (n = 18), *Hydromantes italicus* (n = 24) et *Batrachoseps attenuatus* (n = 25). A brief discussion of the external morphology of the brain is followed by an evaluation, according to a defined procedure, of the various weight (somatic Ps, encephalic Pe) and metric (snout-vent *a*, tail *b* and total *c*) data. The Pe/Ps relationship is the most close among Urodeles. Inside a species, the coefficient of allometry depends on numerous factors : mathematical expression ; number, origin and maturity of the individuals. The mean value obtained (by reduced major axis) is compared with those found for other Vertebrates orders.

Introduction

L'anatomie quantitative de l'encéphale s'effectue sur plusieurs plans : encéphalisation, croissance encéphalique et analyse des masses nucléaires. Dans un récent travail (Thireau, 1975) nous avons étudié les diverses masses nucléaires de *Salamandra salamandra* (L.), ce qui nous a donné l'occasion d'apprécier les avantages et de dénoncer les limites de la méthodologic employée et, en conséquence, d'estimer les résultats que l'on peut en espérer. Le contenu du concept d'encéphalisation a été précisé par Bauchot (1972), en rapport avec la phylogénie des Insectivores et des Primates ; prochainement, nous centrerons ce problème sur les Urodèles. Dans le présent travail, nous étudions la croissance encéphalique chez les Urodèles. Nous avions déjà abordé ce point dans des travaux antérieurs (Thireau et coll., 1973 ; Thireau, 1973 et 1974 ; Thireau et Bauchot, 1974) dont les résultats sont repris dans cet article.

***Laboratoire de Zoologie (Reptiles et Poissons), Muséum national d'Histoire naturelle, 57, rue Cuvier, 75005 Paris, et Laboratoire de Neuroanatomie comparée, Université Paris VII, 2, place Jussieu, 75005 Paris.**

Tableau I. — Inventaire des Urodèles récoltés [1].

Noms	Numéros des individus [2]	Localités	Date
Triturus a. alpestris (Laurenti)	1 et 2	Normandie	VI-72
	3 à 7	Luxembourg (environs)	IV-72
	8 à 24	Laharmand (par Chaumont)	IV-72
	25 à 29	Illois (par Aumale)	VI-73
Salamandra s. terrestris (Lacepède)	1 à 14	Rennes (forêt)	X-70
	15 à 25	Rennes (forêt)	III-72
Salamandra atra Laurenti	1 à 4	Bergun-Bravuogn (Grisons, Suisse)	VII-71
	5 à 19	Bergun-Bravuogn (Grisons, Suisse)	VII-73
Onychodactylus japonicus (Houttuyn)	1 à 18	Hinoemata Fukushima (Japon)	VI-72
Hydromantes italicus gormani Lanza	1 à 3	Valdeblore la Bolline (près de Saint-Martin de Vésubie)	IV-73
	24	« Tana del Pollonedi Magnano » (Toscane, Italie)	VI-72
Hydromantes italicus strinatii Aellen	4 à 23	Menton (environs)	IV-73
Batrachoseps attenuatus (Eschscholtz)	1 à 25	Moraga, Contra Costa Co. (Californie, États-Unis)	III-72

1. Pour *Salamandra s. fastuosa* Schreiber, *Euproctus asper* (Dugès), *E. a. castelmouliensis* Wolterstorff et *Triturus h. helveticus* (Razoumowsky), nous renvoyons à nos articles antérieurs.
2. Se reporter au tableau II.

Que faut-il comprendre par croissance encéphalique ? Des différences de vitesse de croissance encéphalique apparaissant au sein d'une même espèce, comme d'une espèce à l'autre, quelle signification faut-il leur attribuer ? L'estimation d'une valeur moyenne de l'allométrie de croissance encéphalique des Urodèles est-elle une caractéristique de groupe ? Peut-on la comparer à celle, déjà mesurée, des Mammifères (Bauchot, 1972), des Sauriens (Platel, 1972) ou des Téléostéens (Ridet, 1973) ?

Matériel

Tous nos animaux ont été récoltés sur le terrain ; ceci confère une certitude plus grande à l'estimation individuelle des valeurs pondérales (somatique et encéphalique) que dans le cas d'individus issus d'élevages. Le tableau I résume diverses informations sur la provenance de nos animaux et la date de leur récolte, ceci afin de situer les populations dont ils sont issus, ce qu'il ne faut pas négliger délibérément ; nous aurons l'occasion de revenir sur ce point.

Pour *Salamandra s. fastuosa* Schreiber, *Euproctus a. asper* (Dugès), *Euproctus a. castelmouliensis* Wolterstorff et *Triturus h. helveticus* (Razoumowsky), nous renvoyons à nos articles antérieurs (Thireau et coll., 1973 ; Thireau, 1973 et 1974) pour connaître le lieu et la date de récolte, le détail des données numériques du matériel utilisé. *Salamandra s. terrestris* Lacepède et *Salamandra atra* Laurenti ont déjà été étudiés (Thireau et Bauchot, 1974) sans que nous mentionnions les données numériques individuelles, que nous présentons aussi pour d'autres espèces : *Triturus a. alpestris* (Laurenti), *Hydromantes italicus gormani* Lanza, *Hydromantes i. strinatii* Aellen, *Onychodactylus japonicus* (Houttuyn) et *Batrachoseps attenuatus* (Eschscholtz) (tabl. II).

Tableau II

N° : numéro de protocole ; F : femelle ; J : juvénile ; M : mâle ; Ps : poids somatique (en décigrammes) ; Pe : poids encéphalique (en milligrammes) ; *a* : longueur museau-cloaque ; *b* : longueur de la queue ; *c* : longueur totale. Les mensurations somatiques sont en millimètres.

N°	Sexe	Ps	Pe	*a*	*b*	*c*
		Ensemble des données numériques de *Salamandra s. terrestris*				
01	F	192,0	42,0	85	55	140
02	F	171,0	48,0	80	60	140
03	F	70,0	36,0	60	40	100
04	F	127,0	40,0	80	60	140
05	F	110,0	34,0	70	50	120
06	F	228,0	46,0	85	65	150
07	F	104,0	31,5	70	50	120
08	F	110,0	36,0	65	50	115
09	M	97,5	34,0	70	50	120
10	M	89,0	39,0	73	55	128

Nº	Sexe	Ps	Pe	*a*	*b*	*c*
11	M	108,0	38,0	75	50	125
12	J	31,0	21,5	42	27	69
13	M	88,5	32,0	70	40	110
14	J	42,0	20,6	48	34	82
15	J	67,3	25,0	64	46	110
16	F	144,9	33,4	79	58	137
17	F	110,3	36,6	74	48	122
18	F	115,2	32,2	80	64	144
19	F	177,8	42,6	85	63	148
20	F	107,0	34,4	73	50	123
21	F	92,2	26,4	70	50	120
22	F	123,5	31,6	64	50	114
23	J	62,2	20,5	60	43	103
24	J	62,9	31,6	62	37	99
25	M	77,8	34,3	65	49	114

Ensemble des données numériques de *Salamandra atra*

01	F	103,3	32,6	66	58	124
02	J	13,5	10,0	33	25	58
03	M	51,1	24,5	58	46	104
04	M	32,6	21,8	46	36	82
05	M	55,1	30,0	58	49	105
06	J	16,5	17,3	38	30	67
07	M	63,3	25,6	62	57	117
08	F	84,2	30,4	66	53	117
09	F	48,8	27,6	60	49	107
10	F	82,3	31,0	67	61	129
11	J	22,4	17,9	44	33	78
12	M	63,5	27,6	68	59	124
13	J	9,5	7,4	31	21	51
14	J	26,2	17,4	46	38	85
15	J	11,3	9,2	31	22	53
16	F	53,3	22,2	60	44	104
17	M	59,5	29,2	63	53	115
18	M	60,0	28,4	61	58	119
19	F	50,2	24,0	60	46	105

Ensemble des données numériques de *Triturus alpestris*

01	M	23,3	14,6	38	38	76
02	F	33,5	15,0	48	48	96
03	F	28,9	16,1	44	40	84
04	F	28,1	14,3	47	46	93
05	M	17,7	12,3	38	33	71
06	F	28,3	17,5	44	42	86
07	M	24,1	13,7	43	42	85
08	M	20,7	13,0	39	38	76
09	M	22,5	14,0	39	38	76
10	M	23,4	13,3	39	39	78

N°	Sexe	Ps	Pe	*a*	*b*	*c*
11	M	21,9	14,8	40	41	81
12	M	25,5	16,4	41	40	79
13	M	21,8	12,1	42	39	80
14	F	22,9	12,7	45	41	86
15	M	17,3	13,7	38	38	75
16	M	22,5	14,2	43	36	76
17	F	29,1	15,2	49	47	95
18	F	16,5	11,8	42	37	77
19	F	36,2	16,0	54	51	103
20	M	20,7	14,8	40	38	76
21	M	23,4	14,6	40	42	83
22	F	24,6	13,4	50	44	91
23	F	21,4	12,8	45	38	80
24	F	34,4	15,5	51	46	95

Ensemble des données numériques d'*Onychodactylus japonicus*

N°	Sexe	Ps	Pe	*a*	*b*	*c*
01	F	57,4	21,4	68	74	141
02	F	46,5	19,4	60	75	135
03	F	40,7	20,8	59	67	126
04	F	49,9	22,2	67	73	139
05	F	55,2	26,0	67	74	141
06	M	45,0	20,2	56	75	131
07	M	50,2	21,3	56	78	134
08	M	63,1	23,4	65	99	164
09	M	47,9	21,2	57	79	136
10	M	56,1	22,6	62	98	160
11	F	43,2	19,1	58	64	122
12	F	44,1	19,8	61	72	133
13	M	55,9	23,1	58	82	140
14	M	44,5	20,6	52	78	130
15	M	59,1	22,0	58	89	147
16	F	55,7	22,0	67	79	146
17	M	58,1	22,6	58	83	141
18	F	46,0	20,3	62	74	136

Ensemble des données numériques d'*Hydromantes italicus*

N°	Sexe	Ps	Pe	*a*	*b*	*c*
01	F	21,9	20,2	48	41	88
02	F	25,1	23,0	50	39	90
03	M	25,5	24,3	53	40	92
04	M	19,0	22,2	49	40	90
05	M	22,6	19,1	46	35	82
06	M	21,6	25,2	46	38	84
07	J	7,9	11,7	32	25	57
08	M	22,0	20,8	49	39	89
09	J	10,0	12,7	34	22	56
10	J	8,1	11,4	31	24	55
11	J	7,8	11,3	32	22	54

N°	Sexe	Ps	Pe	*a*	*b*	*c*
12	J	4,4	8,0	25	18	43
13	J	4,1	7,8	26	18	44
14	J	3,3	7,8	23	16	39
15	J	1,7	5,8	18	12	30
16	F	28,5	22,6	53	39	92
17	F	21,8	19,1	53	43	96
18	F	19,4	17,8	47	38	85
19	F	16,2	19,5	46	35	81
20	J	11,0	15,6	39	30	68
21	J	10,9	16,6	40	30	69
22	J	8,5	10,6	35	25	60
23	F	28,5	21,5	56	38	93
24	M	22,8	19,7	52	45	96

Ensemble des données numériques de *Batrachoseps attenuatus*

N°	Sexe	Ps	Pe	*a*	*b*	*c*
01	M	8,27	3,7	40	42	82
02	M	7,11	3,5	38	52	90
03	M	8,64	3,5	37	59	96
04	M	8,65	3,5	39	41	80
05	M	5,66	2,7	32	52	84
06	M	12,21	3,9	43	60	103
07	F	8,73	3,9	41	60	101
08	F	8,14	3,5	36	59	95
09	F	6,74	3,2	36	56	92
10	M	9,86	3,7	39	55	94
11	F	5,71	3,1	32	33	65
12	M	9,72	3,5	44	38	82
13	M	6,48	3,1	33	47	80
14	M	11,47	3,9	40	57	97
15	M	8,29	3,6	38	56	94
16	F	9,81	3,4	40	57	97
17	M	11,24	4,0	40	58	98
18	F	4,44	2,7	28	42	70
19	F	10,42	4,1	40	60	100
20	M	8,29	3,6	37	57	94
21	F	10,18	3,7	42	54	96
22	F	6,63	3,0	34	48	82
23	F	6,02	3,7	35	48	83
24	F	10,02	3,2	36	58	94
25	F	9,28	3,6	37	68	105

Méthode

La méthodologie suivie pour l'estimation des paramètres (Pe : poids encéphalique, Ps : poids somatique, *a* : longueur museau-cloaque, *b* : longueur de la queue, *c* : longueur totale) a déjà été donnée (Thireau et coll., 1973). La longueur de la tête *d* et la longueur du tronc *e*, n'ont été retenues que chez *S. s. fastuosa* (Thireau et coll., 1973) ; chez les autres espèces, le pli gulaire est également présent mais n'est pas toujours parfaitement distinct. Nous verrons qu'il n'est pas nécessaire de multiplier le nombre des corrélations Pe/longueurs puisque, en définitive, le poids somatique s'avère la meilleure grandeur de référence au sein de l'ordre. De plus, en raison de son indépendance de la forme animale, le poids somatique autorise les comparaisons d'allométrie encéphalique d'unités taxinomiques quelconques.

L'étude, par espèce, de la variabilité pondérale et métrique des divers paramètres n'a pas été réalisée ; en effet, il est plus aisé de choisir une grandeur de référence pour le Pe, à partir des diverses liaisons pondérale et métriques. Chaque fois que cela s'est présenté (*S. s. fastuosa*, *S. s. terrestris*, *S. atra*, *Hydromantes italicus*), nous avons isolé les individus juvéniles des adultes (par la taille, l'aspect du mamelon cloacal et le développement du tractus génital), puis les mêmes critères ont permis de reconnaître le sexe des adultes.

Résultats

Morphologie externe de l'encéphale des Urodèles (fig. 1)

Les travaux quantitatifs d'anatomie comparée de l'encéphale des Urodèles (Neimanis, 1931 ; Homeyer, 1951 ; Nolte, 1953 ; Röhrs, 1955) se référaient largement aux mensurations externes de cet organe. Récemment (Thireau, 1975), nous avons dénoncé les inconvénients d'une telle méthodologie. Toutefois, si nous devions entreprendre une description de la morphologie externe encéphalique des Urodèles, l'étude des corrélations entre diverses mesures et la racine cubique du poids encéphalique donnerait des résultats dont la portée serait néanmoins limitée. Nous estimons que la figure 1 met clairement en évidence une variabilité interspécifique de la forme encéphalique chez les Urodèles. Il s'agit de l'illustration d'encéphales prélevés sur des adultes ; nous avons remarqué, au cours de l'ontogenèse d'une espèce, une modification de la forme encéphalique. Ce point a été étudié chez *Triturus vulgaris* (L.) par Homeyer (1951).

L'encéphale de *Triturus alpestris* (fig. 1, D_2, V_2, L_2) est d'aspect peu différent de celui de *Salamandra* (Francis, 1934 ; Thireau et coll., 1973), de *Pleurodeles waltli* (Signoret, 1959), d'*Euproctus asper* (Thireau, 1973) ou de *Triturus helveticus* (Thireau, 1974). L'encéphale d'*Hydromantes italicus* répond également au type Salamandridé. En revanche, les encéphales d'*Onychodactylus japonicus* (fig. 1, D_1, V_1, L_1) et de *Batrachoseps attenuatus* (fig. 1, D_3, V_3, L_3) s'en séparent très nettement sans que l'on puisse, pour le moment, les retenir comme caractéristiques des Hynobidés d'une part et des Pléthodontidés d'autre part. L'important est que cette diversité morphologique des encéphales d'Urodèles traduit probablement une variété structurale dont nous avons entrepris l'étude (Thireau, 1975).

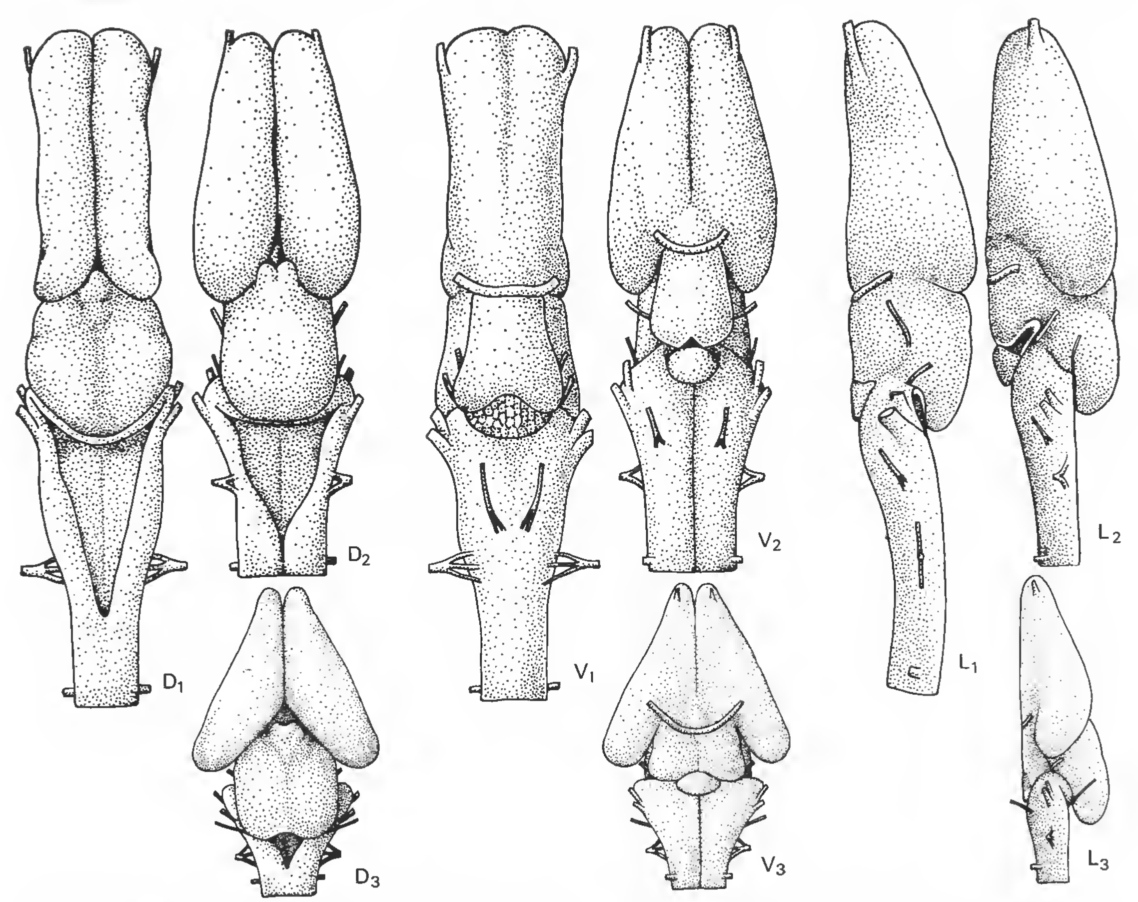


Fig. 1. — Morphologie externe en vue dorsale (D), ventrale (V) et latérale (L) de l'encéphale de divers Urodèles : *Onychodactylus japonicus* (1), *Triturus alpestris* (2) et *Batrachoseps attenuatus* (3). (× 9)

La liaison pondérale encéphalo-somatique

Quelques auteurs ont déjà abordé (par d'autres voies) le problème de la croissance encéphalique. Homeyer (1951), chez *Triturus vulgaris*, remarque l'existence de variations (en % d'une grandeur de référence) de la croissance encéphalique suivant trois phases : larvaire (jusqu'à la métamorphose), juvénile (jusqu'à la maturité sexuelle) et adulte. Coghill (1914-1936) a étudié les rapports anatomiques et physiologiques de la croissance du système nerveux chez les Amphibiens.

Notre étude porte sur des séries d'individus de même espèce, dont l'évolution du poids encéphalique est suivie en liaison avec une grandeur de référence (pondérale ou métrique). C'est une allométrie encéphalique qui n'exprime (explicitement du moins) ni le développement, ni la maturation encéphaliques, mais un simple *accroissement* relatif ; les facteurs modificateurs de la croissance ayant un effet multiplicateur et non pas additif,

l'allométrie recherchée s'exprime par une fonction puissance $y = bx^{\alpha}$. Au cours de la présentation de nos résultats, nous discuterons de la signification des variations du taux d'allométrie encéphalique (α) chez les Urodèles. Auparavant, il convient de choisir une grandeur de référence liée à la croissance encéphalique.

1. Choix du poids somatique (Ps) comme grandeur de référence

Sur 9 espèces d'Urodèles étudiées (tableau III), 7 présentent une liaison plus étroite pour Pe/Ps que pour Pe/Longueur. Deux cas font exception : *Salamandra s. fastuosa* et *Batrachoseps attenuatus*. Chez la sous-espèce *S. s. fastuosa*, la liaison Pe/*a* (r = 0,9690) est un peu plus étroite que la liaison Pe/Ps (r = 0,9672), ce qui ne semble pas significatif puisque, chez la forme voisine, *S. s. terrestris*, la liaison Pe/Ps (r = 0,8325) est plus rigide que chez toute autre (Pe/*a* : r = 0,8021, Pe/*b* : r = 0,7250 et Pe/*c* : r = 0,7826). En revanche, chez *Batrachoseps attenuatus*, la liaison Pe/Ps (r = 0,7898) est plus lâche que la liaison Pe/*a* (r = 0,8268). Doit-on retenir cette dernière ? La corrélation (r = 0,4273) de la liaison Pe/*b* explique que la liaison Pe/*c* (r = 0,6603) soit beaucoup moins étroite que celle liant Pe à *a*. Ceci témoigne d'une grande variabilité sur la mesure de la longueur de la queue (*b*), probablement mutilée chez certains individus. En conséquence, la masse somatique varie conjointement et cette grandeur de référence semble moins satisfaisante que la longueur *a*. Si nous arrivions à soustraire les individus mutilés du lot total de *Batrachoseps attenuatus* (au moyen de radiographies, par exemple), nous trouverions une corrélation beaucoup plus fiable pour la liaison Pe/Ps. Il se pourrait aussi que son étroitesse dépasse celle de la liaison Pe/*a*, puisqu'il en est ainsi chez les autres Urodèles étudiés. En somme, un fait semble avoir une valeur générale, à savoir que le poids encéphalique est plus lié au poids qu'à la dimension des individus (du moins dans les populations sauvages).

Considérons maintenant les liaisons du type Pe/longueur. Chez 5 espèces, la liaison Pe/*a* est plus étroite que les 2 autres (*S. s. fastuosa*, *S. s. terrestris*, *Triturus h. helveticus*, *Euproctus asper castelmouliensis* et *Batrachoseps attenuatus*). Pour *Salamandra atra*, *Onychodactylus japonicus* et *Hydromantes italicus*, *c* est la meilleure grandeur de référence. Chez *Triturus a. alpestris*, il conviendrait de retenir *b*. Si de toutes les liaisons d'allométrie (Pe/Ps, Pe/*a*, Pe/*b* et Pe/*c*) la liaison pondérale est, après examen, la meilleure, la question n'est pas aussi simple dans le choix d'une grandeur de référence métrique généralisable. Il semble qu'il y ait plusieurs raisons à cela. Nous avons déjà dénoncé les mutilations de la queue et les perturbations qu'elles entraînent sur les liaisons métriques et pondérale. La prise en considération des liaisons du type Longueur/Ps confirme le bien-fondé du choix de *a* à la place de Ps (dans la liaison encéphalique) pour 3 espèces : *S. s. fastuosa*, *Euproctus asper castelmouliensis* et *Batrachoseps attenuatus*. La longueur *c* est à retenir chez *Onychodactylus japonicus*. En revanche, chez *S. s. terrestris* et *T. t. helveticus*, on peut conserver les longueurs *a* ou *c*, mais il vaut mieux éliminer la longueur *b*, comme d'ailleurs chez *S. atra* ou *Hydromantes italicus*. Chez *T. a. alpestris* seulement, la longueur *b* peut être retenue tandis que *a* serait à éliminer. Ce résultat assez surprenant laisse soupçonner une forme d'hétérogénéité dans le lot d'individus étudiés. Quelle en est la nature ? Une corrélation faible pour les liaisons Pe/Longueur se retrouve chez deux autres espèces (*Onychodactylus japonicus* et *Euproctus a. castelmouliensis*) présentant un net dimorphisme sexuel. C'est

un argument en faveur de l'hypothèse d'un phénomène analogue chez *T. a alpestris*. Un effectif plus grand d'individus moins dispersés géographiquement permettrait peut-être de mieux analyser ce problème.

En somme, il est bien difficile de dégager, chez les Urodèles, une règle générale pour l'usage d'une dimension métrique particulière en liaison avec le poids encéphalique. Ce qui importe, c'est de souligner le caractère général du choix du poids somatique, tant au sein de l'ordre que dans les comparaisons avec d'autres animaux.

2. Valeurs de l'allométrie pondérale encéphalo-somatique

L'analyse de l'allométrie pondérale encéphalo-somatique à partir d'une distribution d'individus d'une même espèce revient à un problème de corrélation statistique, exprimant au mieux « ... la loi fonctionnelle qui unirait les deux variables comparées, si toutes les causes de perturbations pouvaient être éliminées » (Teissier, 1955). La valeur de l'allométrie pondérale encéphalo-somatique change, selon l'expression mathématique utilisée, selon l'effectif, la provenance et la maturité des individus d'une même espèce, enfin, selon l'espèce considérée.

a — *Expression mathématique de l'allométrie*

La formule de Snell (1892) lie le poids encéphalique Pe au poids somatique Ps par la relation $Pe = b\ Ps^{\alpha}$; c'est une équation de la forme $y = bx^{\alpha}$. Sa représentation graphique est un arc de courbe puissance, devenant une droite après transformation logarithmique. Selon Teissier (1948), dans la majorité des allométries, le nuage des points de la distribution est plus normal quand il est construit à partir du logarithme des mesures : la régression logarithmique est mieux fondée biologiquement que la régression linéaire. L'allométrie Pe/Ps exprime l'inégale sensibilité des 2 paramètres au même ensemble de fluctuations. La corrélation exprime la dispersion des points figuratifs autour de la droite d'allométrie ; elle est d'autant plus étroite que le nombre de fluctuations liées est grand.

Plusieurs méthodes de calcul permettent de déterminer la pente de la droite d'ajustement du nuage de points représentatifs des individus : le coefficient de régression (CR), l'axe majeur réduit (AMR) et l'axe principal de l'ellipse de distribution (AP). Nous nous référons à Teissier (1948) pour choisir le mode d'expression le plus souhaitable.

Le calcul de la régression du poids encéphalique (Pe) au poids somatique (Ps) pose Pe comme variable dépendante de Ps qui joue le rôle de variable indépendante. Cette condition est acceptable puisque l'encéphale est un organe de petite taille, comparé au corps tout entier. L'axe principal de l'ellipse de distribution des points peut apparaître satisfaisant d'un point de vue géométrique mais, sur le plan statistique, il donne trop de poids aux points situés aux pôles ; d'autre part, l'on ne peut pas exprimer en termes d'erreur la distance entre un point figuratif et l'AP. L'axe majeur réduit est la transposition, dans le calcul, d'une méthode d'interpolation graphique (rendant minimale la somme du produit des écarts de y pour x constant et de x pour y constant). Sa construction est symétrique par rapport aux variables Pe et Ps, la pente de cette droite est indépendante de la valeur du coefficient de corrélation de la liaison Pe/Ps. Pour r proche de 1, les droites CR et AP

s'écartent peu de l'AMR, dont la pente est intermédiaire entre celle de l'AP et la bissectrice des deux lignes de régression (CR : pour Pe variable dépendante de Ps, et C'R' : pour Pe variable indépendante).

Le problème posé n'a donc pas de solution unique. Toutefois, l'expression de l'allométrie de la liaison Pe/Ps par l'axe majeur réduit nous semble préférable, pour les raisons que nous venons d'exposer et qui ont été empruntées à Teissier (1948). Les travaux ultérieurs de cet auteur ont montré le bien-fondé de ce mode d'expression : « ... quand les informations se limitent à celles qu'apporte la connaissance de deux mesures pratiquées sur chacun des individus étudiés, l'axe majeur réduit est généralement la droite d'ajustement qui fournit l'estimation la plus raisonnable de la relation structurale cherchée. » (Teissier, 1961.)

b — *Variations de l'allométrie d'une espèce* (fig. 2 et 3)

L'expression de l'allométrie par la valeur de l'AMR est directement libérée de l'étroi-

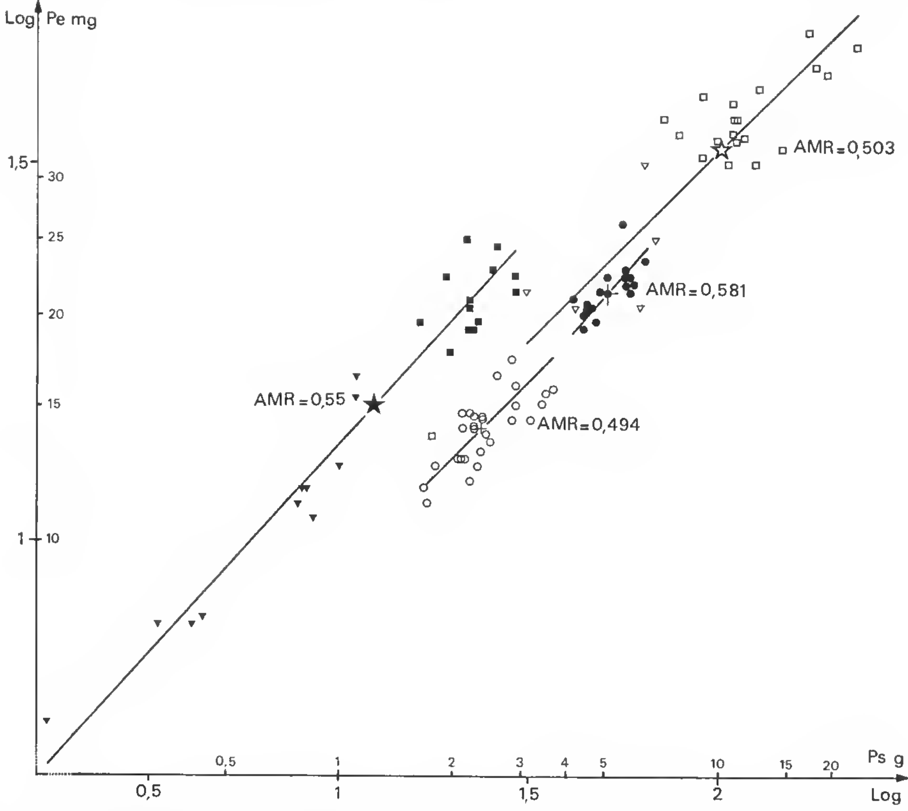


Fig. 2. — La relation pondérale encéphalo-somatique Pe/Ps chez *Hydromantes italicus* (juvéniles : triangles noirs ; adultes : carrés noirs ; centre de gravité de la distribution : étoile noire), *Salamandra s. terrestris* (juvéniles : triangles blancs ; adultes : carrés blancs ; centre de gravité : étoile blanche), *Triturus a. alpestris* (cercles blancs ; centre de gravité : croix), *Onychodactylus japonicus* (cercles noirs ; centre de gravité : croix). Le taux d'allométrie est exprimé, pour chaque espèce, par la valeur de l'axe majeur réduit (AMR).

tesse de la corrélation de la distribution (à l'encontre du CR). Toutefois, la valeur de l'allométrie est tributaire de l'effectif de la série (donc indirectement de sa corrélation). Il est admis, en général, qu'un effectif statistique est faible pour N = 30 ; dans ces conditions seulement 3 des espèces étudiées (*S. s. fastuosa*, *T. h. helveticus* et *E. a. castelmouliensis*) présenteraient alors des garanties suffisantes ! Mises à part d'éventuelles erreurs techniques ou méthodologiques (que nous pouvons considérer comme relativement faibles ou constantes), d'autres facteurs plus importants modifient la valeur de l'allométrie.

Tableau III. — L'allométrie des relations intraspécifiques centrées sur l'encéphale des Urodèles.

	N	Pe/Ps	Pe/*a*	Pe/*b*	Pe/c	*a*/Ps	*b*/Ps	*c*/Ps
Salamandra s. fastuosa	82	0,480 [1]	1,391	1,191	1,310	0,345	0,402	0,366
		0,9672 [2]	0,9690	0,9412	0,9686	0,9825	0,9554	0,9809
Salamandra s. terrestris	25	0,503	1,358	1,105	1,268	0,370	0,455	0,396
		0,8325	0,8021	0,7250	0,7826	0,9291	0,9006	0,9345
Salamandra atra [3]	14	0,481	1,408	1,045	1,279	0,342	0,461	0,377
		0,8841	0,8149	0,8251	0,8306	0,9146	0,8639	0,9125
Triturus h. helveticus	78	0,561	1,618	1,437	1,613	0,347	0,391	0,348
		0,7425	0,6879	0,6187	0,6831	0,8748	0,8556	0,9003
Triturus a. alpestris	24	0,494	0,994	0,995	1,041	0,496	0,496	0,474
		0,7109	0,3161	0,5183	0,4554	0,7649	0,8540	0,8658
Euproctus asper castelmouliensis	33	0,406	1,661	1,299	1,652	0,244	0,312	0,246
		0,8290	0,6351	0,4469	0,6017	0,6492	0,4546	0,5729
Onychodactylus japonicus	18	0,581	0,994	0,667	1,020	0,584	0,872	0,570
		0,7431	0,4411	0,5082	0,6401	0,4519	0,7564	0,8558
Hydromantes italicus	24	0,550	1,323	1,150	1,250	0,416	0,478	0,440
		0,9735	0,9673	0,9626	0,9707	0,9895	0,9731	0,9871
Batrachoseps attenuatus [4]	25	0,440	1,068	0,649	0,938	0,412	0,678	0,469
		0,7898	0,8268	0,4273	0,6603	0,8775	0,5207	0,7631
Moyenne [5] Ma		0,500	1,313	1,060	1,263	0,395	0,505	0,369
Mp		0,498	1,341	1,087	1,270	0,386	0,500	0,413

1. Axe majeur réduit.
2. Coefficient de corrélation.
3. Individus adultes seulement.
4. Le poids somatique et les diverses mesures sont estimés sur animal frais, le poids encéphalique est mesuré après une longue fixation.
5. La moyenne est calculée par deux méthodes : Ma (moyenne arithmétique) et Mp (moyenne pondérée).

En effet, nous avons remarqué chez l'Euprocte (Thireau, 1973) et chez le Triton palmé (Thireau, 1974) une difficulté à extrapoler la droite d'allométrie significative de chaque distribution. Chez l'Euprocte, il a été nécessaire d'étudier *E. a. castelmouliensis* (Bagnères-de-Bigorre) sans y adjoindre le lot d'*Euproctus asper* (Aulus-les-Bains) : la localité de provenance de nos animaux (distinction subspécifique) intervient probablement (Thireau, 1973), ce qui n'a pas pu se manifester chez *Hydromantes italicus* en raison du faible effectif

de l'un des lots. Même chez une espèce considérée comme peu variable (*T. h. helveticus*), la provenance des animaux a une répercussion sur la dispersion des points qui constituent des sous-groupes dans le nuage général. Le nombre élevé de localités de récolte (7) donne une représentation stratifiée (mieux équilibrée que pour l'Euprocte) et la valeur de l'AMR est caractéristique de la sous-espèce, *T. h. helveticus*. Un autre facteur de fluctuation est lié à l'écologie des animaux. La simple pondération des individus femelles gravides élimine la plus forte des variations pondérales somatiques cycliques. Mais il serait intéressant de suivre des séries d'individus d'une même population ; il se pourrait qu'apparaisse une évolution pondérale cyclique, liée à des périodes particulières telles que l'estivation, l'hibernation, les phases aquatique ou terrestre... Qu'en résulterait-il alors pour l'allométrie pondérale encéphalo-somatique ? Nous avons admis en principe, sans vraiment le prouver expérimentalement (sauf peut-être avec l'exemple de *S. s. terrestris* et *S. atra*, cf. tabl. III), que l'allométrie Pe/Ps suit la même fluctuation que lors du choix de séries géographiquement différentes. Si l'une des variables seulement (Ps) intègre l'évolution pondérale cyclique (croissance sélective), l'allométrie ne serait pas modifiée pour un taux constant d'augmentation du Ps, mais cette situation n'a pas été constatée pratiquement. Nous estimons avoir bien remédié aux variations pondérales perturbatrices de la loi recherchée, en particulier en ne prenant que des individus sauvages. Dans les élevages, la variation du Ps est parfois très élevée et, en tout cas, jamais le reflet d'une fluctuation naturelle. Celle-ci, chez *T. h. helveticus* comme chez *T. a. alpestris* résulte surtout de la variabilité géographique, mais aussi de l'évolution pondérale cyclique.

Un autre facteur de variation intraspécifique de l'allométrie Pe/Ps, dont nous avons déjà signalé l'originalité (Thireau et Bauchot, 1974), a été reconnu chez *Salamandra atra* (espèce vivipare). L'étude d'*Hydromantes italicus* (espèce ovipare) a porté sur 11 individus juvéniles pour un effectif total N = 24 : il n'a pas été possible de mettre en évidence un stade critique (point anguleux) entre une allométrie de croissance et une allométrie de taille. Ce fait vient corroborer l'hypothèse d'un lien entre la viviparité et la manifestation d'une allométrie de croissance fœtale chez les juvéniles de *S. atra*. Une étude en cours sur *Nectophrynoides occidentalis* (Bufonidé vivipare) devrait apporter une argumentation intéressante, de même que l'approche (qui reste à entreprendre) du contrôle physiologique (hormonal ?) de la croissance encéphalique. Enfin, l'examen et l'étude des nuages de dispersion (Pe/Ps) d'Urodèles adultes d'espèces variées montre qu'il n'existe pas d'allométrie propre à chacun des sexes, tout au plus peut-on noter le fractionnement en 2 sous-groupes de points successifs, comme chez l'Euprocte (Thireau, 1973).

En somme, des facteurs d'échantillonnage, génétiques, géographiques, écologiques, physiologiques, biologiques, etc. sont responsables, à des degrés divers, avec une électivité plus ou moins tranchée, de la variation de l'allométrie d'une espèce ; c'est une question qui mériterait d'être reprise en analyse factorielle.

c — *Variation de l'allométrie et phylogénie*

Nous venons de voir que, dans une même espèce, l'allométrie pouvait varier selon un certain nombre de facteurs qui peuvent être répertoriés mais dont la distribution n'est pas toujours évidente. Ceci conduit à une certaine prudence quant à la significativité de l'allométrie spécifique. Un fait, pourtant, est intéressant à souligner. Comme nous l'avons déjà signalé (Thireau et Bauchot, 1974) chez la Salamandre, on peut déceler une allométrie

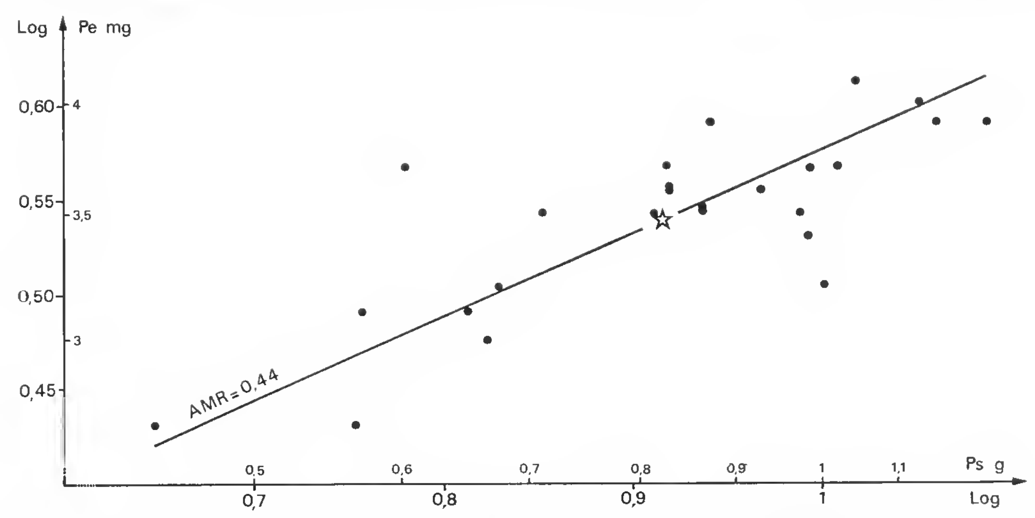


Fig. 3. — La relation pondérale encéphalo-somatique Pe/Ps chez *Batrachoseps attenuatus*. Chaque cercle représente un individu, l'étoile marque le centre de gravité de la distribution dont l'allométrie est exprimée par la valeur de l'axe majeur réduit (AMR). Le poids somatique (Ps) est une valeur « fraîche », tandis que le poids encéphalique (Pe) est mesuré après une longue fixation.

de taille sensiblement constante d'une espèce à l'autre (AMR = 0,480 chez *S. s. fastuosa*, AMR = 0,503 chez *S. s. terrestris* et AMR = 0,481 chez *S. atra*). Partant de cette remarque nous pourrions conclure à l'existence d'une allométrie propre au genre *Salamandra*. Seulement, la prise en considération de *T. h. helveticus* (AMR = 0,561) et de *T. a. alpestris* (AMR = 0,494), ainsi que l'examen d'ensemble des Salamandridés étudiés (*Salamandra*, *Triturus* et *Euproctus*), remettent en question la précédente remarque. Chez les Pléthodontidés, nous sommes aussi en présence d'une allométrie variable (AMR = 0,550 pour *Hydromantes italicus* et AMR = 0,440 chez *Batrachoseps attenuatus*). Faut-il alors renoncer à donner une signification systématique aux variations de l'allométrie Pe/Ps chez les Urodèles ? Il semble bien, en tout cas (et l'étude des causes de la variation allométrique d'une espèce l'indique clairement), que des facteurs biologiques ont un impact sur l'allométrie. Mais alors comment interpréter une grande différence de l'allométrie entre *T. h. helveticus* (AMR = 0,561) et *T. a. alpestris* (AMR = 0,494), dont la parenté et la biologie sont voisines ? Devant de telles difficultés d'interprétation, nous avons pensé utile de considérer la moyenne des diverses valeurs de l'allométrie. Chaque liaison (tabl. III) est caractérisée par une moyenne arithmétique (Ma) et une moyenne pondérée (Mp), cette dernière permettant de donner plus de poids aux distributions à forte corrélation. Pour la liaison Pe/Ps, toutes les espèces présentent une bonne corrélation, aussi Ma = 0,500 diffère très peu de Mp = 0,498. L'établissement d'une allométrie moyenne chez les Urodèles présente un intérêt. En effet, nous remarquons alors que le genre *Salamandra* s'approche, à ce point de vue, de l'Urodèle « moyen ». Mais il convient d'être prudent et d'attendre nos résultats sur l'encéphalisation et la neuroanatomie quantitative pour mieux aborder la question de l'évolution du groupe. L'idée avait été émise (Bauchot et coll., 1973) d'accorder une valeur évolutive à la diminution du coefficient d'allométrie (α) quand on passe des Vertébrés pri-

mitifs aux groupes plus évolués. Chez les Mammifères $\alpha = 0{,}25$ (Bauchot, 1972), chez les Sauriens $\alpha = 0{,}39$ (Platel, 1972), chez les Téléostéens $\alpha = 0{,}46$ (Ridet, 1973), et nous venons de trouver chez les Urodèles une valeur $\alpha = 0{,}5$.

Les Urodèles ont donc une allométrie moyenne plus forte que les Téléostéens. Ce résultat assez surprenant vient-il à l'encontre de notre hypothèse ? Pourtant l'allométrie pondérale encéphalo-somatique moyenne des Urodèles est nettement supérieure à celle des Sauriens et des Mammifères, aussi notre hypothèse reste-t-elle soutenable. On peut se demander si les paliers évolutifs que nous recherchons ne seraient pas plus évidents dans une comparaison entre classes (les comparaisons d'un ordre à l'autre marqueraient des séries continues chevauchantes ?). Attendons d'autres résultats qui éclaireront peut-être ce problème.

Conclusion

La liaison pondérale encéphalo-somatique (Pe/Ps) des Urodèles est celle qui présente la meilleure corrélation quand on lie le poids encéphalique à d'autres grandeurs de référence. Nous avons choisi d'exprimer cette allométrie par l'axe majeur réduit dont la valeur varie, pour une même espèce, en fonction d'un certain nombre de facteurs. L'allométrie moyenne des Urodèles (d'après l'étude de 9 espèces et sous-espèces) est $\alpha = 0{,}5$. Ce résultat ne satisfait qu'en partie l'hypothèse qui accorde une signification évolutive à ce coefficient. La recherche de l'allométrie moyenne d'autres groupes taxinomiques que les Mammifères, les Sauriens et les Téléostéens (bien connus à cet égard) devrait éclairer le problème soulevé ; il se peut aussi que l'utilisation de l'analyse factorielle et d'autres méthodes d'investigation puisse contribuer à sa compréhension.

Remerciements

Je remercie bien vivement M. le Pr R. Bauchot de ses conseils et M. le Pr J. Guibé qui m'a permis d'obtenir la mission 1973-86 du MNHN.

Une partie des animaux étudiés m'a été donnée par S. Arnold, M.-L. et R. Bauchot, J. Fretey, M. Goubault, M. Kuramoto, B. Lanza et R. Thorn que je remercie ainsi que MM. G.-F. de Witte et J. Sardou qui m'ont communiqué de précieux renseignements sur le biotope d'*Hydromantes*.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Bauchot, R., 1972. — Encéphalisation et phylogénie. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, sér. D, **275** : 441-443.

Bauchot, R., R. Platel, J.-M. Ridet et M. Thireau, 1973. — L'encéphale de *Salmo gairdneri* Richardson (Truite Arc-en-ciel) (Pisces, Teleostei, Salmonidae). Recherche d'une grandeur de référence pour des études quantitatives. *Acta Zool., Stockh.*, **54** : 53-64.

Coghill, G. E., 1914. — 1936. — Correlated anatomical and physiological studies of the growth of the nervous system of Amphibia, I-XII. *J. comp. Neurol.*, **24-64**.

FRANCIS, E. T. B., 1934. — The anatomy of the Salamander. Clarendon, Oxford, I-XXI, 381 p.

HOMEYER, B., 1951. — Die Ontogenese cytoarchitektonischer Einheiten im Vorderhirn von *Triturus vulgaris* L. *Zool. Jb.*, Physiol., Jena, **63** : 25-63.

NEIMANIS, E., 1931. — Individual variation of form of the brain of *Triton cristatus* Laur. and its relation to the specific variation of the brain Urodela. *Latv. biol. Biedr. Rak.*, **2** : 67-92.

NOLTE, A., 1953. — Die Abhängigkeit der Proportioneirung und Cytoarchitektonik des Gehirns von Körpergrösse bei Urodelen. *Zool. Jb.*, Physiol., Jena, **64** : 538-598.

PLATEL, R., 1972. — Les relations pondérales encéphalo-somatiques chez les Reptiles Sauriens. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, sér. D, **274** : 2181-2184.

RIDET, J.-M., 1973. — Les relations pondérales encéphalo-somatiques chez les Poissons Téléostéens. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, sér. D, **276** : 1437-1440.

RÖHRS, M., 1955. — Vergleichende Untersuchungen an Hirnen verschiedener Urodelen. *Z. wiss. Zool.*, Leipzig, **158** (2/4) : 341-420.

SIGNORET, J., 1959. — Anatomie de la région céphalique chez *Pleurodeles waltli* Michahelles. *Bull. Soc. zool. Fr.*, Paris, **84** (1) : 33-51.

SNELL, O., 1892. — Die Abhängigkeit des Hirngewicht und den geistigen Fähigkeiten. *Arch. Psychiat. NervKrankh.*, **23** : 436-446.

TEISSIER, G., 1948. — La relation d'allométrie, sa signification statistique et biologique. *Biometrics*, **4** : 14-53.

— 1955. — Sur la détermination de l'axe d'un nuage rectiligne de points. *Biometrics*, **11** : 344-357.

— 1961. — Choix des paramètres définissant une relation structurale linéaire dans la pratique biométrique. *Biométrie-Praximétrie* : 137-158.

THIREAU, M., 1973. — L'encéphale de l'Euprocte des Pyrénées, *Euproctus asper* (Dugès, 1852) (Amphibia, Caudata, Salamandridae). La relation encéphalo-somatique et le dimorphisme sexuel. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 3e sér., no 188, Zool. 127 : 1497-1513.

— 1974. — L'encéphale de *Triturus helveticus helveticus* (Razoumowsky, 1789) (Amphibia, Caudata, Salamandridae). Étude préalable à des recherches quantitatives. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 3e sér., no 199, Zool. 131 : 1621-1631.

— 1975. — Étude cytoarchitecturale qualitative et quantitative du télencéphale de *Salamandra salamandra* (L.) (Amphibia, Caudata, Salamandridae). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 3e sér., no 297, Zool. 207 : 503-535.

THIREAU, M., et R. BAUCHOT, 1974. — Modification de l'allométrie pondérale encéphalo-somatique au cours de la croissance chez *Salamandra atra* Laurenti (Amphibia, Caudata, Salamandridae). Liaison avec la viviparité ? *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, sér. D, **278** : 919-922.

THIREAU, M., R. BAUCHOT, R. PLATEL et J.-M. RIDET, 1973. — L'encéphale de *Salamandra salamandra fastuosa* Schreiber, 1912 (Amphibia, Caudata, Salamandridae). Étude préalable à des recherches quantitatives. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 3e sér., no 106, Zool. 80 : 49-65.

Manuscrit déposé le 24 janvier 1974.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 3e sér., no 297, mars-avril 1975, Zoologie 207 : 467-482.

Achevé d'imprimer le 19 juillet 1975.

L'allométrie pondérale encéphalo-somatique chez les Urodèles.

II. Relations interspécifiques

par Michel Thireau *

Résumé. — Cette étude porte sur la liaison pondérale encéphalo-somatique interspécifique de 40 espèces d'Urodèles adultes, prélevés dans la nature. La corrélation logarithmique fournit une droite d'allométrie de pente AMR = 0,607 (r = 0,9665) dont la signification est discutée. L'ordonnée à l'origine de cette droite sert au calcul de l'indice d'encéphalisation de chaque espèce. Le niveau d'encéphalisation est relié à l'adaptation aux diverses niches écologiques, chaque famille eonstituant une radiation adaptative. Quelques éléments de discussion sont apportés pour argumenter sur le caractère arbitraire (ou non) de la classe des Amphibiens.

Abstract. — This study deals with the ponderal encephalo-somatic interspecific relationships of 40 species of adult Urodeles collected in nature. The logarithmic correlation yields an allometric line with an AMR slope = 0,607 (r = 0,9665), the significance of which is discussed. The ordinate at the origin of this line serves to calculate the index of encephalization of each species. The level of encephalization is associated with adaptation to diverses ecological niches, each family eonstituting an adaptative radiation. Several elemcnts of discussion are furnishcd to support arguments for or against the arbitrary character of the class of Amphibians.

Introduction

Les valeurs pondérales moyennes eneéphalique et somatique d'Amphibiens adultes sont fort peu eonnues. Dubois (1914), Brummelkamp (1940) et Count (1947) ont rassemblé les quelques données de la littérature. Crile et Quiring (1940) ont étudié un très grand nombre d'espèees, mais seulement un Anoure et aueun Urodèle. A l'oeeasion de l'étude intra-spéeifique de *Salamandra s. fastuosa* (Thireau et coll., 1973), *Euproctus asper* (Thireau, 1973) et *Triturus h. helveticus* (Thireau, 1974) nous avons ealculé des valeurs pondérales encéphalique et somatique moyennes, earactérisant ees espèees. Dans ce travail, nous présentons nos résultats sur 40 espèces et sous-espèees reeouvrant 5 familles d'Urodèles (représentées par 399 individus).

Réeemment (Thireau, 1975 *a*) nous avons analysé l'allométrie pondérale intraspéeifique eneéphalo-somatique chez les Urodèles et quelques problèmes d'évolution ont été abordés. La présente étude, interspéeifique, est l'oeeasion de tester l'homogénéité (taxinomique et évolutive) au sein de l'ordre, par l'estimation de l'axe majeur réduit et de l'indice d'eneéphalisation.

* *Laboratoire de Zoologie (Reptiles et Poissons), Muséum national d'Histoire naturelle, 57, rue Cuvier, 75005 Paris, et Laboratoire de Neuroanatomie comparée, Université Paris VII, 2, place Jussieu, 75005 Paris.*

Tableau I. — Données spécifiques.

Espèce	Effectif N[1]	Poids encéphalique Pe [2]	Poids somatique Ps [3]	Indice d'encéphalisation Ie [4]
Ambystomatidae				
Ambystoma maculatum (Shaw, 1802)	3	37,2	144,5	96
Ambystoma species	1	72	526	84
Ambystoma texanum (Matthes, 1855)	4	15,2	40,9	84
Dicamptodon ensatus (Eschscholtz, 1833)	1	116,9	818,2	105
Rhyacotriton olympicus (Gaige, 1917)	2	12	11,4	144
Hynobiidae				
Hynobius naevius (Schlegel, 1838)	1	19,2	45,5	99
Hynobius nebulosus (Schlegel, 1838)	1	9	20	77
Onychodactylus japonicus (Houttuyn, 1782)	18	21,6	51	104
Plethodontidae				
Aneides lugubris (Hallowell, 1849)	2	23,5	45,9	121
Batrachoseps attenuatus (Eschscholtz, 1833)	3	4,2	7,1	67
Bolitoglossa altamazonica (Cope, 1874)	1	8,8	10	114
Desmognathus monticola (Dunn, 1916)	1	10,8	39	61
Ensatina eschscholtzii xanthoptica Stebbins, 1949	2	27	40,5	150
Eurycea bislineata wilderae Dunn, 1920	1	7,8	13,4	85
Eurycea longicauda (Green, 1818)	3	14,2	20,4	120
Hydromantes italicus strinatii Aellen, 1958	13	21,8	22,7	172
Plethodon cinereus (Green, 1818)	11	6,4	8,9	89
Plethodon glutinosus (Green, 1818)	1	12,8	19	113
Plethodon jordani shermani Stejneger, 1906	1	6	7,2	95
Plethodon richmondi Netting et Mittleman, 1938	7	8,4	12,4	96
Proteidae				
Necturus maculosus (Rafinesque, 1818)	2	114	948,5	94
Proteus anguinus Laurenti, 1768	3	33,7	153,3	84
Salamandridae				
Cynops pyrrhogaster (Boie, 1826)	3	18,6	40,8	103
Euproctus asper (Dugès, 1852)	9	25,3	70,4	101
Euproctus asper castelmouliensis Wolterstorff, 1925	33	25,2	60,1	110

Espèce	Effectif N[1]	Poids encéphalique Pe[2]	Poids somatique Ps[3]	Indice d'encéphalisation Ie[4]
Euproctus montanus (Savi, 1838)	3	14,4	20,5	121
Notophthalmus viridescens (Rafinesque, 1820)	1	10,2	21,8	83
Pleurodeles waltli Michahelles, 1830	4	32,3	172,4	75
Salamandra atra Laurenti, 1768	14	26,9	59,5	118
Salamandra salamandra fastuosa Schreiber, 1912	75	40,7	186,6	90
Salamandra salamandra terrestris Lacepède, 1788	25	34,7	108,4	106
Taricha rivularis (Twitty, 1935)	7	33,8	110	102
Triturus alpestris (Laurenti, 1768)	29	14,2	24,2	108
Triturus boscai (Lataste, 1879)	3	12,7	19,2	111
Triturus cristatus (Laurenti, 1768)	3	22,9	58,3	102
Triturus helveticus (Razoumowsky, 1789)	78	8	10,1	103
Triturus marmoratus (Latreille, 1800)	3	30,6	104,3	96
Triturus montandoni (Boulenger, 1880)	9	9,1	12,3	104
Triturus vulgaris (Linnaeus, 1758)	15	8,4	11,5	101
Tylototriton verrucosus Anderson, 1871	3	34,9	129,2	96

1. Des individus adultes seulement.
2. En milligrammes.
3. En décigrammes.
4. $Ie = 100\ b/b^0$ (voir le texte).

Matériel et méthode

Dans le tableau I, nous donnons la liste des espèces étudiées[1]. Nous avons isolé les individus adultes des juvéniles, au moyen de critères morphologiques (taille, aspect du mamelon cloacal, caractères sexuels secondaires) et anatomiques (développement du tractus génital, en particulier) ; seuls les individus adultes ont été retenus dans la caractérisation de chaque espèce. La recherche des valeurs pondérales individuelles encéphalique (Pe) et somatique (Ps) suit un protocole expérimental strict (Thireau et coll., 1973). Les valeurs $\overline{Ps}$ sont toujours tirées d'une moyenne arithmétique des individus. Dans quelques cas : *Salamandra s. fastuosa* (Thireau et coll., 1973), *Euproctus asper* (Thireau, 1973) et *Triturus helveticus* (Thireau, 1974), nous avons déduit à partir de l'axe majeur réduit, la valeur $\overline{Pe}$ correspondant au $\overline{Ps}$. Dans tous les autres cas, la valeur $\overline{Pe}$ est directement obtenue par la moyenne arithmétique. Pour *Salamandra s. fastuosa*, nous avons redressé l'imprécision qui s'était glissée dans notre article (Thireau et coll., 1973) en ne tenant compte, cette fois, que des individus adultes. Il est indispensable, dans une étude interspécifique,

1. Pour alléger le texte, nous utilisons la nomenclature trinominale pour les seules sous-espèces autres que la sous-espèce nominative ; les noms d'auteurs apparaissent seulement dans le tableau I.

de ne retenir que les individus adultes ; les juvéniles apparaissent surcéphalisés puisque, comme nous le verrons, l'allométrie intraspécifique est plus faible que l'allométrie interspécifique (sauf chez *Salamandra atra* ; Thireau et Bauchot, 1974).

Tableau II. — Variabilité intrinsèque du poids encéphalique chez les Urodèles.

Espèce	Effectif [1] N	Erreur standard % [2] Sm %
Batrachoseps attenuatus	25	7,32
Euproctus a. castelmouliensis	33	6,72
Hydromantes italicus	24	9,98
Onychodactylus japonicus	18	5,54
Salamandra atra	14	8,31
Salamandra s. fastuosa	82	8,18
Salamandra s. terrestris	25	13,37
Triturus alpestris	24	7,79
Triturus helveticus	78	14,25

1. Individus adultes et juvéniles ; adultes seuls pour *Salamandra atra*.
2. Erreur standard moyenne : 9,05 %.

Il est bien évident que la valeur $\overline{Pe}$ et $\overline{Ps}$ d'une espèce est tributaire de l'effectif des individus pesés mais aussi d'un certain nombre d'autres facteurs de fluctuation que nous avons déjà signalés (Thireau, 1975 *a*). Pour quelques espèces (tabl. II), nous avons calculé la variabilité intrinsèque de $\overline{Pe}$; elle est bien inférieure à sa variabilité globale (tributaire de Ps). La méthode de calcul a déjà été indiquée (Thireau et coll., 1973). Nous n'avons pu effectuer cette recherche que sur les 9 espèces dont nous avons déterminé l'allométrie intraspécifique (Thireau, 1975 *a*). Toutes les autres espèces ont été affectées d'une variabilité de 9 %, valeur moyenne chez les Urodèles (tabl. II).

L'allométrie pondérale encéphalo-somatique $Pe = b.Ps^{\alpha}$ traduit « ... des relations aussi dissemblables que celles qui peuvent unir un jeune animal et l'adulte correspondant, deux adultes de la même espèce, ou deux adultes d'espèce différente » (Teissier, 1948). Nous allons réaliser une analyse interspécifique de cette relation, chez les Urodèles, en recherchant les valeurs de b et α (AMR). Dans un précédent article (Thireau, 1975 *a*), nous avons donné les raisons du choix de l'axe majeur réduit (AMR) pour exprimer l'allométrie de la distribution logPe-logPs. L'encéphalisation de chaque espèce est calculée à partir de l'ordonnée à l'origine b^o de l'AMR interspécifique des Urodèles. L'encéphalisation moyenne du groupe (b^o) est arbitrairement portée à la valeur 100, indice de référence pour l'encéphalisation de chaque espèce. Pour chaque couple de valeurs logPe-logPs représentative d'une espèce, on mène la parallèle à la droite d'allométrie, elle coupe l'axe des y en un point b qui traduit l'indice d'encéphalisation de l'espèce au moyen de la formule $Ie = 100.b/b^o$. Ainsi défini, l'indice d'encéphalisation est « libéré » du Ps qui est ramené à l'unité ; nous aurons l'occasion de reprendre ce problème.

Résultats

Le modèle mathématique $Pe = b.Ps^{\alpha}$ a été appliqué pour la première fois, statistiquement et sur des groupes taxinomiques restreints, par von Bonin (1937). Les auteurs modernes ont hérité de cette méthodologie, mais ils divergent parfois sur l'interprétation à donner aux paramètres b et α ; les résultats trouvés chez les Urodèles vont être l'occasion de contribuer à la solution de cette question.

1. Valeur et signification de l'allométrie interspécifique chez les Urodèles

a — *Considérations générales*

Dubois (1914) déclare : « In species of Vertebrates that are equal in organisation (systematically), in their modus of living and in shape, the weights of the brains are proportional to the 5/9 power of the weights of the bodies. » Pour une couple d'Anoures (*Rana catesbeiana-Rana esculenta*) la valeur de $\alpha = 0,3843$ n'entre pas dans la loi énoncée : l'auteur retient alors la couple *Rana catesbeiana-Rana fusca* [1], pour laquelle $\alpha = 0,5501$! L'idée de Brandt (1867) et de Snell (1892) est que le poids encéphalique (Pe) se trouve lié fonctionnellement à la surface corporelle, c'est-à-dire à la puissance 2/3 du poids somatique (Ps), soit : $Pe = b.Ps^{0,67}$. Lapicque (1934) n'envisagea jamais de façon critique les travaux de Dubois et, bien que séduit par l'explication physiologique de la valeur de l'allométrie, il accepta les résultats de Dubois et même les corrobora par ses recherches sur les Oiseaux (Lapicque et Girard, 1905).

Depuis von Bonin (1937), la valeur de l'allométrie interspécifique (α) a été calculée pour un certain nombre d'unités taxinomiques de Vertébrés : Insectivores, $\alpha = 0,64$ (Bauchot et Stephan, 1964) ; Insectivores de base, $\alpha = 0,63$, et Prosimiens primitifs, $\alpha = 0,639$ (Bauchot et Stephan, 1966) ; Chiroptères, $\alpha = 0,64$ (Pirlot et Stephan, 1970) ; Rongeurs, $\alpha = 0,649$ (Compoint-Monmignaut, 1973) ; Sauriens, $\alpha = 0,639$ (Platel, 1972) ; Téléostéens, $\alpha = 0,653$ (Ridet, 1973) ; enfin Jerison (1961) a montré que les Mammifères fossiles de l'éocène et de l'oligocène se répartissent le long de droites parallèles, de pente proche de 2/3. Quelques remarques s'imposent. Toutes ces valeurs de α ne sont pas exprimées par l'axe majeur réduit mais parfois par le coefficient de régression : il en résulte une différence minime, puisque la corrélation est toujours étroite. Bauchot et Stephan (1966 et 1969), Pirlot et Stephan (1970) ont remarqué que la valeur de α variait selon les limites taxinomiques choisies. Pour l'ensemble des Insectivores et des Primates $\alpha = 0,931$, valeur proche de l'isométrie (reflétant une conservation de la forme géométrique) ; en fait, il s'agit d'une relation composite formée de niveaux successifs où la fonction (sensorielle et motrice) se trouve conservée (Bauchot, 1972). La prise en considération de ces résultats permet de penser que pour une unité taxinomique homogène, l'allométrie pondérale encéphalo-somatique de l'ensemble de ses représentants a une valeur proche de 0,67. Ainsi, Bauchot et Platel (1973) ont défini la notion d'allométrie de filiation « ... qui lie des animaux ayant eu dans le passé paléontologique plus ou moins ancien les mêmes ancêtres ;

1. *Rana fusca* Thomas = *Rana temporaria* L.

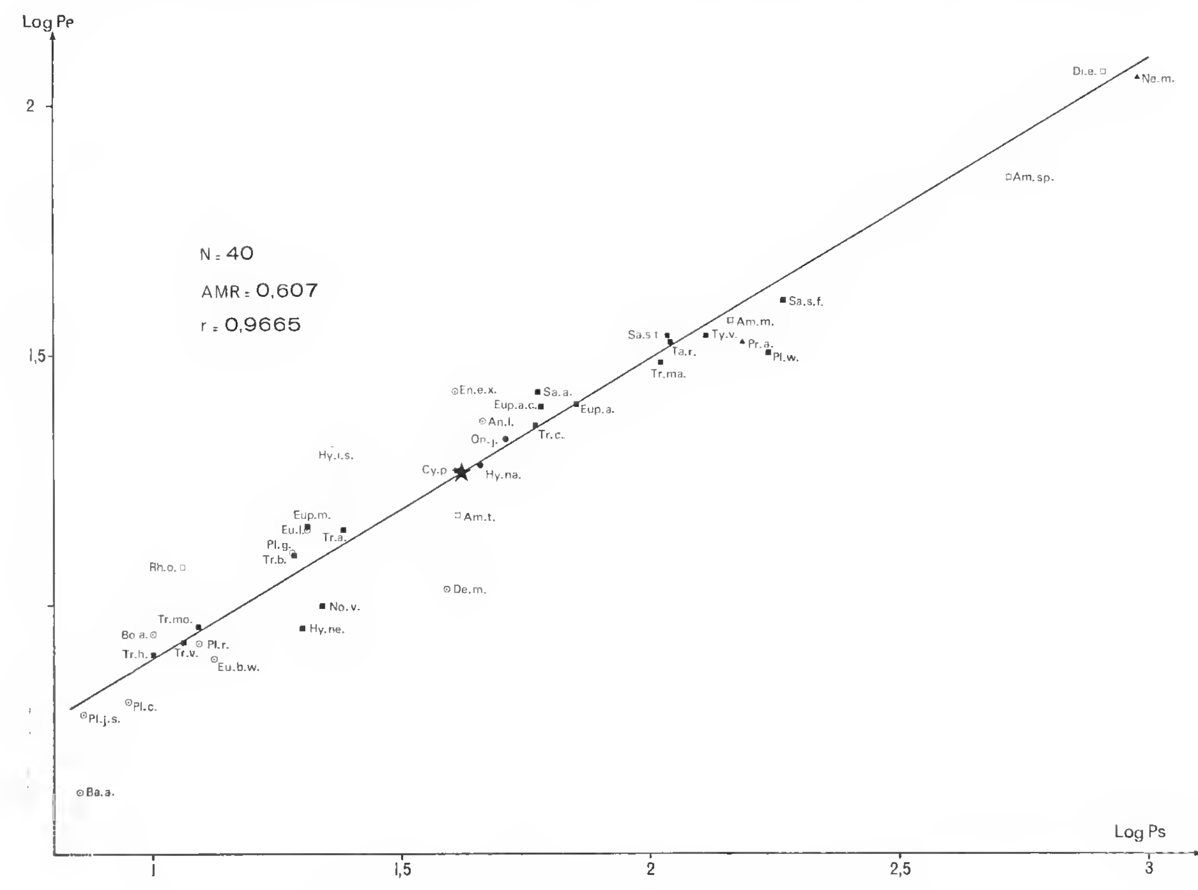


FIG. 1. — Relation encéphalo-somatique interspécifique chez les Urodèles (coordonnées logarithmiques).

Ambystomatidae (carrés blancs) : Am.m., *Ambystoma maculatum* ; Am.sp., *Ambystoma species* ; Am.t., *Ambystoma texanum* ; Di.e., *Dicamptodon ensatus* ; Rh.o., *Rhyacotriton olympicus*.

Hynobiidae (cercles noirs) : Hy.na., *Hynobius naevius* ; Hy.ne., *Hynobius nebulosus* ; On.j., *Onychodactylus japonicus*.

Plethodontidae (cercles blancs avec un point noir) : An.l., *Aneides lugubris* ; Ba.a., *Batrachoseps attenuatus* ; Bo.a., *Bolitoglossa altamazonica* ; De.m., *Desmognathus monticola* ; En.e.x., *Ensatina eschscholtzii xanthoptica* ; Eu.b.w., *Eurycea bislineata wilderae* ; Eu.l., *Eurycea longicauda* ; Hy.i.s., *Hydromantes italicus strinatii* ; Pl.c., *Plethodon cinereus* ; Pl.g., *Plethodon glutinosus* ; Pl.j.s., *Plethodon jordani shermani* ; Pl.r., *Plethodon richmondi*.

Proteidae (triangles noirs) : Ne.m., *Necturus maculosus* ; Pr.a., *Proteus anguinus*.

Salamandridae (carrés noirs) : Cy.p., *Cynops pyrrhogaster* ; Eup.a., *Euproctus asper* ; Eup.a.c., *Euproctus asper castelmouliensis* ; Eup.m., *Euproctus montanus* ; No.v., *Notophthalmus viridescens* ; Pl.w., *Pleurodeles waltli* ; Sa.a., *Salamandra atra* ; Sa.s.f., *Salamandra salamandra fastuosa* ; Sa.s.t., *Salamandra salamandra terrestris* ; Ta.r., *Taricha rivularis* ; Tr.a., *Triturus alpestris* ; Tr.b., *Triturus boscai* ; Tr.c., *Triturus cristatus* ; Tr.h., *Triturus helveticus* ; Tr.ma., *Triturus marmoratus* ; Tr.mo., *Triturus montandoni* ; Tr.v., *Triturus vulgaris* ; Ty.v., *Tylototriton verrucosus*.

A.M.R., axe majeur réduit ; N., effectif ; Pe., poids encéphalique ; Ps., poids somatique ; *r.*, coefficient de corrélation. L'étoile marque le centre de gravité de la distribution.

cela implique qu'il y a effectivement filiation des espèces étudiées ; on peut donc par cette méthode étudier des familles, à la limite des ordres, mais il semble bien difficile d'aller au-delà. » Selon Brummelkamp (1940) et Bauchot (1972), l'allométrie de filiation supérieure à 2/3 est composite ; elle résulte d'une succession d'allométries élémentaires (de pente 2/3) séparées entre elles par des « sauts évolutifs ».

En somme, la valeur de l'allométrie (AMR) interspécifique encéphalo-somatique est la résultante d'un certain nombre de facteurs : les valeurs Pe et Ps doivent être connues avec précision pour le maximum d'espèces du groupe taxinomique choisi, dont la filiation est sûre et la variation de Ps grande.

b — *Étude des Urodèles*

L'étude des relations interspécifiques de 40 espèces et sous-espèces d'Urodèles conduit à l'ajustement suivant : AMR = 0,607 (r = 0,9665). La prise en considération d'unités taxinomiques plus restreintes donne des résultats peu différents entre les Salamandridae (AMR = 0,571 et r = 0,9801 pour n = 18) et les Ambystomatidae (AMR = 0,551 et r = 0,9815 pour n = 5). En revanche, les Plethodontidae diffèrent notablement (AMR = 0,87 et r = 0,8802 pour n = 12). Enfin, si nous envisageons les diverses espèces de *Triturus*, nous trouvons une allométrie (AMR = 0,583, r = 0,9968, n = 7) proche de celle qui a été trouvée chez les Salamandridae.

Comment interpréter les résultats trouvés chez les Urodèles ? La figure 1 donne le nuage de dispersion logPe-logPs des points représentatifs des diverses espèces étudiées. En joignant les points extrêmes de la dispersion pour chaque famille, l'on obtient la figure 2 qui permet d'emblée de faire plusieurs constatations. Les polygones de dispersion des Salamandridae et des Ambystomatidae sont étendus selon Ps et étroits selon Pe. En revanche, des formes en majorité de petite taille, les Plethodontidae, présentent un polygone de dispersion étendu selon Pe et étroit selon Ps. L'ajustement (de corrélation assez lâche, r = 0,8802) fournit une valeur AMR = 0,87 qui pourrait être reliée à la reconnaissance de coupures taxinomiques subséquentes au genre (supergenre, tribu, sous-famille, cf. Brame, 1967). Toutefois, il n'a pas été possible de mettre en évidence des « sauts évolutifs » par groupe taxinomique, ce qui signifierait que les variations de l'encéphalisation seraient plutôt liées à un niveau d'évolution propre à chaque espèce. En d'autres termes, le groupe des Plethodontidae représenterait une modulation autour du type fondamental. Celui-ci s'exprime quantitativement par la valeur b^o, pour AMR = 0,607 avec r = 0,9665. Dans l'étude de l'encéphalisation, nous nous référerons à cette valeur b^o, choix dont nous justifierons le bien-fondé (a posteriori) en recherchant l'indice d'encéphalisation moyen des Plethodontidae, des Salamandridae et des Ambystomatidae.

Nous préférons retenir la valeur AMR = 0,607 (plutôt que celle d'un autre groupe taxinomiquement inférieur) car elle satisfait mieux le concept d'allométrie interspécifique selon Snell (1892), von Bonin (1937), Bauchot et Platel (1973).

Le cas des Plethodontidae montre qu'il convient de rechercher une allométrie de référence, que n'apportent aucune des familles (Plethodontidae, Salamandridae et Ambystomatidae) analysées séparément. Les Urodèles, pris dans leur ensemble, constituent la meilleure approche. Toutefois, on peut se demander, puisque la base des polygones de dispersion (fig. 2) est sensiblement parallèle à la droite d'ajustement des Urodèles, si les espèces

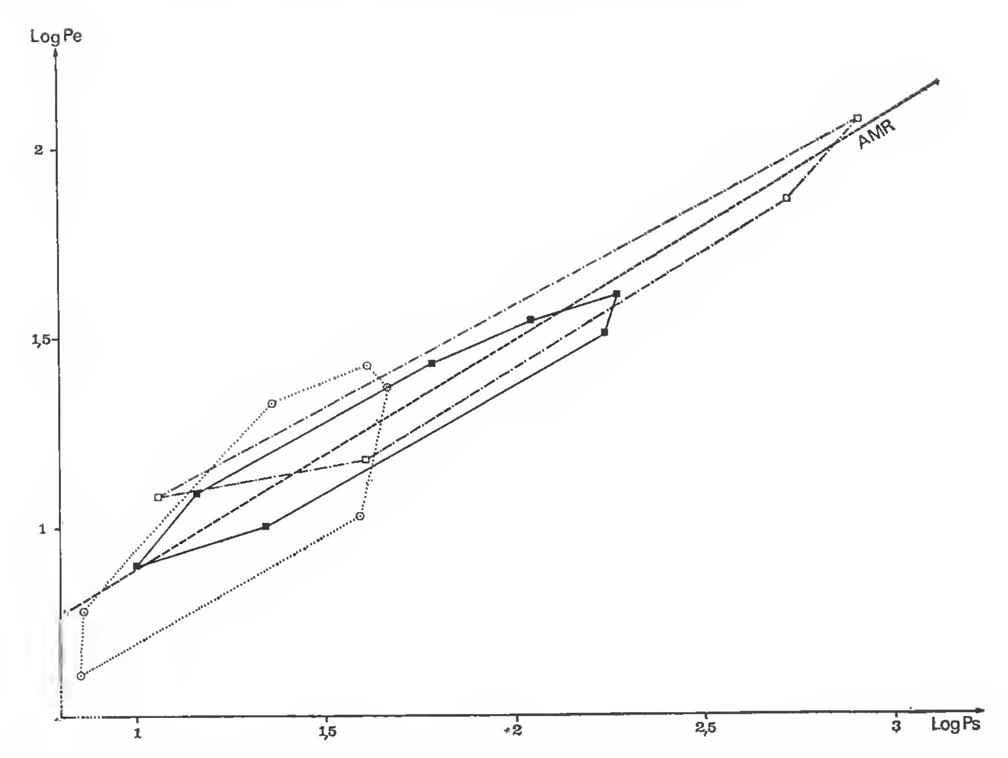


Fig. 2. — Relations encéphalo-somatiques interspécifiques chez les Urodèles (coordonnées logarithmiques). Polygones de dispersion des Ambystomatidae (carrés blancs), Plethodontidae (cercles blancs avec un point noir) et Salamandridae (carrés noirs). Mêmes conventions que dans la figure 1.

les moins eneéphalisées ne seraient pas susceptibles de eonstituer un groupe de base (Bauchot et Stephan, 1964). Nous aurons l'oeeasion de reprendre cette question.

Le ealcul de l'indice d'eneéphalisation des diverses espèecs d'Urodèles permettra des rapproehements avec leur position éeologique, taxinomique ou évolutive. Nous aborderons la question de l'origine des Amphibiens en recherchant les indiees d'encéphalisation de quelques Anourcs. Au préalable, nous démontrerons que l'orthogenèse du poids somatique, dans le cas des Urodèles, n'est pas responsable d'une augmentation de l'encéphalisation.

2. **L'indice d'encéphalisation des Urodèles**

a — *Orthogenèse somato-pondérale et encéphalisation*

Dans une réeente note, Bauchot (1972) a montré que l'augmentation de l'eneéphalisation dans la lignée menant des Inseetivores aux Primates eomprenait un processus double. D'une part une « vitesse d'enecphalisation relative » (à l'intérieur de ehaque unité systématique) traduit l'augmentation des eoefficients *b* avee la taille somatique (Count, 1947 ; Le Gallic, 1953 et Gould, 1971), d'autre part des « sauts évolutifs » sont responsables

d'une vitesse d'encéphalisation globale plus rapide. Nous nous sommes demandé si le même phénomène existait chez les Urodèles. Le calcul de l'indice d'encéphalisation des centres de gravité de chaque famille ($5 < n < 18$) montre qu'elles se situent presque au même niveau : Ie = 102,3 (Plethodontidae), Ie = 100,9 (Salamandridae) et Ie = 100,3 (Ambystomatidae). L'ajustement des couples de valeurs log b-log Ps ($r = 0{,}1294$) indique qu'il n'y a pas de lien entre l'augmentation pondérale et l'indice d'encéphalisation. Donc, la méthode de calcul de l'indice d'encéphalisation qui rapporte le poids somatique à l'unité n'est en rien préjudiciable pour l'étude des Urodèles ; par ailleurs, nous montrons ainsi que les variations de l'indice d'encéphalisation ne correspondent pas à un « saut évolutif » d'une famille tout entière.

b — *Encéphalisation et lignées évolutives chez les Amphibiens*

Nous avons recherché les valeurs pondérales encéphalique et somatique moyennes de quelques Anoures. Les données de la littérature ont été retenues pour les espèces suivantes : *Alytes obstetricans* (Laurenti), *Dicroglossus occipitalis* (Günther), *Hyla arborea* Linné, *Rana catasbeiana* Shaw, *Rana pipiens* Schreber, *Rana temporaria* Linné, *Xenopus tropicalis* (Gray) (cf. Waterlot, 1912 ; Crile et Quiring, 1940 ; Count, 1947). Quelques autres espèces [*Bufo bufo* (Linné), n = 100 ; *Discoglossus pictus* Otth, n = 30 ; *Nectophrynoides occidentalis* Angel, n = 80 et *Rana esculenta* Linné, n = 89] ont fait l'objet d'une recherche d'équipe (Bauchot, Diagne, Platel, Ridet et Thireau), sur des effectifs (n) parfois élevés. Les valeurs logPe-logPs de ces 11 espèces d'Anoures ont conduit à un ajustement AMR = 0,605 ($r = 0{,}9772$) assez voisin de ce que nous avons trouvé chez les Urodèles (AMR = 0,601 et $r = 0{,}9665$). En revanche, pour l'ensemble des Amphibiens (40 Urodèles et 11 Anoures) la valeur AMR = 0,651 ($r = 0{,}9691$) est bien plus proche de celle qui a été fournie dans la littérature pour d'autres unités taxinomiques (déjà citées), et voisine de l'exposant 2/3. Nous proposons de relier ces premiers résultats — qui seront complétés et approfondis ultérieurement (Bauchot et coll.) — à la question des affinités évolutives chez les Amphibiens.

L'ajustement pour les Anoures (AMR = 0,605) et pour les Urodèles (AMR = 0,601) semble en faveur d'un rapprochement des deux ordres (lignées évolutives), puisque les résultats sont très semblables. La valeur AMR = 0,651 de la classe des Amphibiens indiquerait l'existence d'une communauté de filiation (Parsons et Williams, 1962 et 1963). Mais la recherche de l'indice d'encéphalisation moyen (pour AMR = 0,601) indique que les Anoures sont plus encéphalisés (Ie = 143) que les Urodèles (Ie = 100). Il existerait donc un « pas évolutif » entre Urodèles et Anoures, ce qui pourrait incliner en faveur d'une interprétation diphylétique de la classe des Amphibiens (Jarvik, 1960).

c — *Généralités sur l'encéphalisation des Urodèles*

Nous avons vu que l'encéphalisation moyenne des Plethodontidae (n = 12), des Salamandridae (n = 18) et des Ambystomatidae (n = 5) s'écarte fort peu de la valeur de référence pour les Urodèles. Quant aux familles des Hynobiidae (n = 3) et des Proteidae (n = 2), il est plus difficile de se prononcer, compte tenu du petit nombre d'espèces étudiées. Chez les Plethodontidae, l'amplitude de l'encéphalisation est beaucoup plus large ($61 < \text{Ie} < 172$, soit 2,82) que chez les Salamandridae ($75 < \text{Ie} < 121$, soit 1,61) (fig. 3).

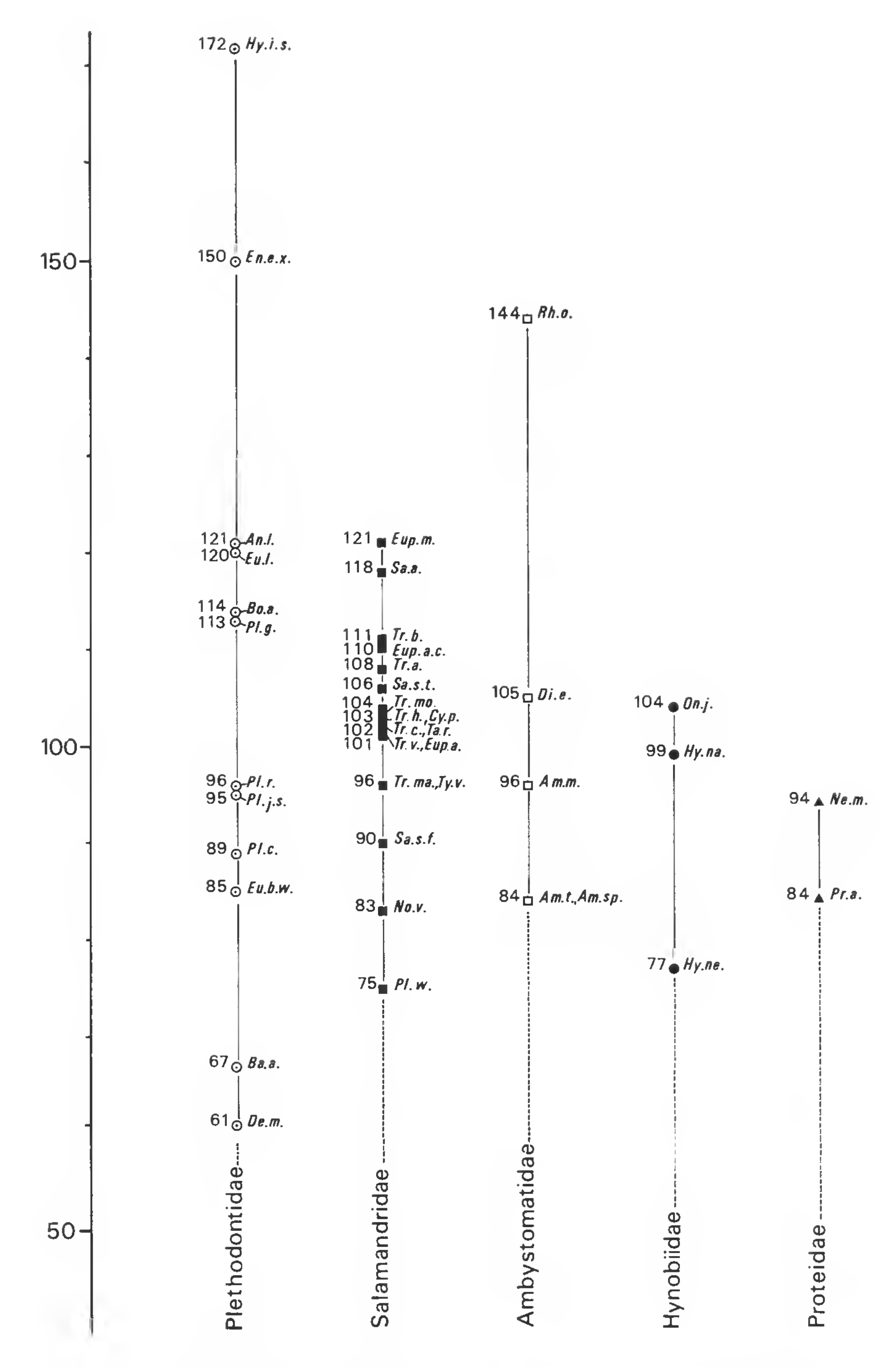


Fig. 3. — Relations encéphalo-somatiques interspécifiques chez les Urodèles. Classement au moyen des indices d'encéphalisation. Mêmes abréviations que pour la figure 1.

Pour les Ambystomatidae, la variation est intermédiaire (84 < Ie < 144, soit 1,71), en raison du niveau d'eneéphalisation de *Rhyacotriton olympicus*. Quelle signifieation eonvient-il de donner à l'indice d'eneéphalisation ? Précisons préalablement que les valeurs fournies dans le tableau I sont encadrées d'une variabilité (Sm %) ealeulée (tabl. II) pour quelques espèees d'effeetif élevé (14 < n < 82) ; la valeur moyenne est Sm % = 9,05. L'effectif des individus adultes d'une même espèee varie de 1 à 78 (tabl. I) ; bien entendu, on ne peut qu'approeher Pe et Ps d'une espèce faiblement représentée. Il est évident que l'eneéphalisation de l'individu « moyen » d'une espèee se trouve « libérée » de la vitesse de eroissanee relative intraspéeifique, qui est en moyenne ehez les Urodèles AMR = 0,5 (Thireau, 1975 *a*). Les valeurs spéeifiques de l'indiee d'eneéphalisation sont l'indieation d'une modification quantitative des diverses struetures encéphaliques ; nous aurons l'oecasion de la mesurer dans nos travaux ultérieurs. Dans la série des Vertébrés, l'augmentation de l'encéphalisation est liée à l'évolution phylogénétique (**verticale**) : le « pas évolutif » Urodèles-Anoures en est une illustration. En ee sens, les diverses familles d'Urodèles ayant une encéphalisation moyenne semblable, on peut estimer qu'elles sont aetuellement au même niveau d'évolution phylogénétique en constituant un ordre homogène. D'autres eritères paléontologiques, ostéologiques ou biologiques permettent de reeonstituer des arbres phylogénétiques d'ensemble (Noble, 1931 ; Herre, 1935 ; Fühn, 1960 ; Thorn, 1969), ce qui est plus diffieile à partir de l'encéphalisation des Urodèles aetuels. Nous estimons que pour ehaque famille l'amplitude de l'encéphalisation est surtout un repère de sa radiation adaptative, e'est-à-dire de sa réussite à eonquérir les diverses nieh es éeologiques (évolution **horizontale**). Le niveau d'eneéphalisation serait done à relier aux réponses adaptatives aux pressions éeologiques du milieu. Il se pourrait aussi que l'on arrive à établir un lien avee l'éthologie (Bauchot et Stephan, 1966 et 1969) mais ceci semble plus aléatoire ehez des Vertébrés inférieurs peu diversifiés à ce point de vue (faute d'être encore suffisamment connus ?). Le mode de raisonnement qui établit un lien entre l'eneéphalisation et l'écologie des animaux procède par analogie ; ultérieurement, nous pourrons relier le développement quantitatif partieulier d'une structure eérébrale avec tel ou tel aspeet biologique. Nous allons étudier maintenant la signifieation par rapport à l'éeologie de l'eneéphalisation pour plusieurs espèees de Plethodontidae, Salamandridae, Ambystomatidae Hynobiidae et Proteidae (fig. 3).

d — *Étude des Plethodontidae*

Dunn (1926) écrivait à propos des Plethodontidae « ... Parallelism and Orthogenesis indicate influence of the heredity-bearing material, just as surely as Jordan's Law, Osborn's Law, and the precedence of Funetion over Form indieate influenee of the Environment. » Par l'étude de l'encéphalisation, nous aborderons surtout « l'Osborn Law » sur la radiation adaptative que Wake (1966) définit ainsi chez les Plethodontidae : « The radiation has been extensive and complex, with the adaptations appearing in parallel and multiple parallel lines found within the family and familial subgroups. The result is an evolutionary pattern that is eharaeterized by the mosaic distribution of primitive and advaneed, generalized and specialized characters on all taxonomic levels. »

Le genre *Plethodon* représente le groupe de base des Plethodontini : « ... same mode of life history is apparently found throughout the entire genus » (Noble, 1931) ; « Pletho-

don is the central and most generalized offshoot » (WAKE, 1966). L'étude de l'encéphalisation corrobore ces affirmations. Le groupe *Plethodon* a une encéphalisation (89 < Ie < 113) qui lui confère une position centrale, tandis que *Ensatina* et *Aneides* apparaissent plus encéphalisés. *Aneides* est spécialisé dans un mode de vie arboricole, alors que *Ensatina*, forme terrestre (STEBBINS, 1954), a un pouvoir d'autotomisation de la queue, ce qui représente une adaptation à la vie terrestre : « *Ensatina* is as terrestrial as any member of the family Plethodontidae and is probably the most terrestrial and xeric adaptated member of its tribe. » (WAKE et DRESNER, 1967.)

Le seul genre de la tribu des Hemidactylini, dont nous disposons, est *Eurycea*. Son encéphalisation varie pratiquement comme celle du groupe *Plethodon*. Selon WAKE (1966) : « Eurycea has become somewhat diversified. » *Eurycea longicauda* (Ie = 120) présente un niveau d'encéphalisation bien supérieur à celui de *Eurycea bislineata wilderae* (Ie = 85), pourtant les deux espèces ont à peu près le même habitat. Cependant, *Eurycea bislineata wilderae* est considéré par WAKE (1966) comme une espèce primitive.

La tribu des Bolitoglossini est représentée par trois super-genres : *Hydromantes*, *Bolitoglossa* et *Batrachoseps* ; nous avons étudié leur encéphalisation. La variation de l'encéphalisation des Bolitoglossini (67 < Ie < 172, soit 2,57) est beaucoup plus large que dans les deux autres tribus de Plethodontinae : Hemidactylini (85 < Ie < 120, soit 1,41) et Plethodontini (89 < Ie < 150, soit 1,69). Nous remarquons, à la suite de WAKE (1966), que le groupe des Bolitoglossini « ... has differentiated to a greater degree than either of the other two tribes. » Le genre *Hydromantes* a une aire de répartition disjointe (Europe et Californie) de caractère relicte ; l'on y rencontre les mêmes conditions écologiques étroites pouvant entraîner une spécialisation intense, surtout pour les formes européennes, éloignées du centre de dispersion primitif. L'encéphalisation d'*Hydromantes italicus strinatii* (Ie = 172) est la plus élevée parmi les Urodèles. Le genre *Bolitoglossa* (Ie = 114) est adapté à une vie arboricole, comme *Aneides* (Ie = 121) dont l'encéphalisation est seulement un peu plus forte. Il s'agit probablement d'un cas d'évolution parallèle, retrouvé au niveau de l'encéphalisation. Le mode de vie de *Batrachoseps* est souterrain ; il en résulte diverses adaptations morphologiques et physiologiques (STORER, 1925 ; HENDRICKSON, 1954) ; le genre apparaît comme hautement spécialisé (WAKE, 1966). Cette spécialisation s'accompagne d'un niveau d'encéphalisation peu élevé (Ie = 67).

La sous-famille des Desmognathinae est écologiquement la plus diversifiée : « Radiation within the subfamily is a miniature of that in the family as a whole » (WAKE, 1966). Nous ne possédons qu'une seule espèce, il serait probablement fort intéressant de suivre l'encéphalisation pour d'autres espèces dont le principal élément de divergence est l'occupation de niches écologiques différentes (DUNN, 1917 et 1926 ; NOBLE, 1931 ; HAIRSTON, 1949 ; ORGAN, 1961 ; WAKE, 1966). L'espèce *Desmognathus monticola* (Ie = 61) est la moins encéphalisée de tous les Urodèles ; elle représente, selon WAfIE (1966), le second maillon d'une chaîne menant vers une vie terrestre.

e — *Étude des Salamandridae*

Les Salamandridae ont fait l'objet de travaux d'ostéologie (BOLKAY, 1928 ; HERRE, 1935 ; STEINER, 1950 et VON WAHLERT, 1953), d'anatomie fonctionnelle (LÜDIKE, 1955 ; ÖZETI et WAKE, 1969), d'éthologie (SALTHE, 1967) et d'évolution générale (WAKE et ÖZETI,

1969). Nous nous proposons, par l'étude de l'encéphalisation, d'analyser la radiation adaptative que représente cette famille.

Le groupe *Triturus* a une position presque centrale avec une encéphalisation (96 < Ie < 111) dont la variation est restreinte. A partir des caractères squelettiques, Bolkay (1928) avait reconnu trois stades évolutifs constituant des sous-genres distincts (*Palaeotriton*, *Mesotriton* et *Neotriton*). Wake et Özeti (1969) ont trouvé une forte similitude au sein du genre *Triturus* qu'ils placent, avec d'autres genres, dans un groupe (B) occupant une place intermédiaire entre des genres dérivés (groupe A) et primitifs (groupes C et D). Les niches écologiques conquises par plusieurs espèces de *Triturus* sont très semblables ; il y a parfois cohabitation d'espèces différentes ; l'encéphalisation présente une forte homogénéité.

En ne tenant compte que des genres étudiés par nous, l'analyse de Wake et Özeti (1969) donne le regroupement suivant : groupe A (*Salamandra*), groupe B (*Triturus*, *Euproctus*, *Cynops*, *Taricha* et *Notophthalmus*), groupe C (*Pleurodeles*) et groupe D (*Tylototriton*). Ces auteurs ont traité par les méthodes de la taxinomie numérique l'ensemble des Salamandridae ; les caractères retenus portent sur les mécanismes de la nutrition, l'anatomie et la biologie. Le classement par ordre décroissant du niveau d'encéphalisation s'établit ainsi : *Euproctus* (Ie = 111), *Salamandra* (Ie = 105), *Triturus* (Ie = 104), *Cynops* (Ie = 103), *Taricha* (Ie = 102), *Tylototriton* (Ie = 96), *Notophthalmus* (Ie = 83) et *Pleurodeles* (Ie = 75). Comme l'on pouvait s'y attendre, nos résultats présentent des différences avec ceux qui sont fournis par Wake et Özeti (1969). Toutefois, nous estimons aussi qu'il existe un groupe *Triturus* assez homogène auquel nous rattachons les genres *Cynops* et *Taricha*. Chez l'Euprocte, nous remarquons une variation de l'encéphalisation : *Euproctus asper* (Ie = 101), *Euproctus asper castelmouliensis* (Ie = 110), *Euproctus montanus* (Ie = 121) qui est le plus encéphalisé des Salamandridae. Selon Boulenger (1917), le genre *Euproctus* ne serait pas naturel, il dissimulerait un phénomène de convergence lié au biotope et au mode de vie analogues. Despax (1923) arrive aux mêmes conclusions par l'étude anatomique de la région cloacale de l'Euprocte. Au point de vue de l'encéphalisation, le genre *Euproctus* apparaît variable, sans que l'on puisse, pour le moment, clairement analyser cette particularité. Notons simplement que chez *Euproctus montanus* les poumons ont complètement disparu, ce qui représente un caractère d'évolution (Lüdike, 1955) ; l'accouplement peut avoir lieu à terre (Thorn, 1969), ce qui dénote une importante faculté d'adaptation.

Comme chez l'Euprocte, l'encéphalisation de la Salamandre présente une forte variation : *Salamandra s. fastuosa* (Ie = 90), *Salamandra s. terrestris* (Ie = 106) et *Salamandra atra* (Ie = 118). Le genre *Salamandra* présente un ensemble de caractères primitifs et évolués ; la viviparité est une spécialisation évolutive (indépendance du milieu aquatique) dont les répercussions probables sur la croissance encéphalique ont été décelées (Thireau et Bauchot, 1974). La forte encéphalisation de *Salamandra atra* est peut-être liée à la viviparité de cette espèce. Selon Thorn (1969), il s'agirait d'une réponse adaptative aux conditions écologiques de l'époque glaciaire.

« *Notophthalmus* and *Taricha* are very distinct genera, but evidence for their close relationship is fairly good » (Wake, 1966). L'encéphalisation de *Notophthalmus viridescens* (Ie = 83) lui donne curieusement une position marginale au sein des Salamandridae sans que l'on puisse relier ce fait à un mode de vie éloigné du groupe *Triturus*. Classiquement, les auteurs s'accordent (Herre, 1935 ; von Wahlert, 1953) pour rapprocher *Pleurodeles* et

Tylototriton. Wake et Özeti (1969) nuancent cette attitude : « *Tylototriton* is more closely related to *Pleurodeles* than to any other genus but the similarity is at a low level in terms of derived states. » L'habitat étant très différent d'un genre à l'autre, l'écologie des animaux se trouve fortement modifiée, ce qui peut s'accompagner d'une différence d'encéphalisation : *Pleurodeles waltli* (Ie = 75) est au niveau d'encéphalisation le plus bas parmi les Salamandridae et s'écarte de *Tylototriton verrucosus* (Ie = 96).

f — *Étude des Ambystomatidae*

A partir de l'étude ostéologique de *Dicamptodon* et *Rhyacotriton*, Tihen (1958) déclare : « These forms are so distinct from each other and from the remainder of the family that recognition of three separate subfamilies is proposed. » L'étude de l'encéphalisation isole surtout *Rhyacotriton olympicus*, très encéphalisé (Ie = 144), des autres espèces étudiées. Ceci est particulièrement intéressant : selon Wake (1966), les Plethodontidae dériveraient d'un « Ambystomatid or preambystomatid ancestral stock ». La niche écologique particulière et l'absence de poumons de *Rhyacotriton* en font l' « Ambystomatidae type » qui aurait pu donner départ à la radiation des Plethodontidae. L'étude de l'encéphalisation étaye ces considérations, par son niveau élevé chez *Rhyacotriton olympicus. Ambystoma texanum* a tendance à présenter un comportement fouisseur que l'on peut rapprocher de sa modeste encéphalisation (Ie = 84).

g — *Étude des Hynobiidae*

Les Hynobiidae dont nous avons disposé appartiennent au centre de dispersion japonais. Le genre *Hynobius* montre une tendance vers la vie fouisseuse, en particulier chez *Hynobius nebulosus* (Ie = 77) dont l'encéphalisation est faible. *Hynobius nebulosus* se rencontre dans les eaux stagnantes, alors que *Hynobius naevius* (Ie = 99) fréquente l'abord des ruisseaux de régions accidentées. Une espèce plus encéphalisée, *Onychodactylus japonicus* (Ie = 104), se trouve dans les eaux courantes de montagne, les fissures de rochers ; elle ne possède pas de poumons.

h — *Étude des Proteidae*

La famille des Proteidae n'est pas naturelle (Hecht, 1957) : elle présente un cas d'évolution parallèle à partir de lignées néoténiques indépendantes. L'encéphalisation indique peu de différence entre *Proteus anguinus* (Ie = 84) et *Necturus maculosus* (Ie = 94). L'habitat de ces deux espèces, exclusivement aquatique, n'est pas fort éloigné ; toutefois, *Proteus anguinus* est inféodé au milieu cavernicole, ce qui peut être relié à son encéphalisation plus faible.

Discussion — Conclusion

L'étude pondérale encéphalo-somatique interspécifique des Urodèles fournit un certain nombre de résultats contribuant à la connaissance de l'évolution du groupe. D'après la valeur de l'allométrie (AMR = 0,651) nous serions tentés de reconnaître une filiation de classe, tandis que l'indice d'encéphalisation montre nettement qu'il y a un « pas évolutif »

entre Anoures (Ie = 143) et Urodèles (Ie = 100). Par ailleurs, l'ajustement des Anoures (AMR = 0,605) et des Urodèles (AMR = 0,607) favorise un rapproehement des deux ordres puisqu'ils présentent la même allométrie. A partir de ees résultats, il est préférable de s'abstenir, pour le moment, de décider du caraetère arbitraire (ou non) de la elasse des Amphibiens. Toutefois, si le « pas évolutif » Urodèles-Anoures a des chanees d'être confirmé par des travaux ultérieurs sur les Anoures, nous estimons l'allométrie interspéeifique que nous proposons (à partir de 4 données fiables sur 11 valeurs seulement !) comme susceptible d'être modifiée chez les Anoures.

Le calcul de l'indiee d'encéphalisation (fig. 3) isole un certain nombre d'Urodèles peu eneéphalisés, situés à la base des polygones de dispersion (fig. 2) : *Batrachoseps attenuatus* et *Desmognathus monticola* (Plethodontidae), *Notophthalmus viridescens* et *Pleurodeles waltli* (Salamandridae), *Ambystoma species* et *Ambystoma texanum* (Ambystomatidae). L'on peut y adjoindre *Hynobius nebulosus* (Hynobiidae) et *Proteus anguinus* (Proteidae) également peu eneéphalisés. Ces 8 espèees pourraient définir un groupe de base dont l'allométrie AMR = 0,649 (r = 0,9932) est très proehe de la valeur 2/3. Toutefois, ee mode de regroupement a l'inconvénient de rassembler des espèees d'écologie différente.

Une autre question est d'appréeier la signifieation que l'on doit donner à l'indiee d'encéphalisation. A priori, eet indice n'a pas de raisons d'être plus un critère d'anatomie comparée que « l'enregistrement » de modalités éeologiques partieulières. Il semble bien, pour l'ordre ou les familles d'Urodèles, qu'il soit l'indication d'un stade d'évolution phylogénétique ; en ce sens, il peut être envisagé eomme tout autre critère de l'anatomie eomparée, avee l'avantage de ne pas poser de problème d'homologie (l'encéphale étant pris dans son ensemble). Le « pas évolutif » Urodèles-Anoures donne une signifieation phylogénétique à l'indice d'encéphalisation. Toutefois, l'éeologie des Anoures est infiniment plus riehe que eelle des Urodèles, done l'encéphalisation témoigne aussi d'une possibilité d'adaptation à des niches éeologiques variées. Avee l'étude de l'encéphalisation pour chaque espèee, nous avons cherehé à relier nos résultats aux données écologiques. Ainsi, les espèees d'une famille (ou d'un rang taxinomique inférieur) exprimeraient une radiation adaptative que nous avons tenté d'interpréter. Ce mode de raisonnement postule qu'il n'y a pas d'adaptation écologique importante sans modifieation anatomique quantitative intégrée au niveau eneéphalique, ee qui reste à démontrer. Par ailleurs, si une adaptation éeologique est reliée à un eertain niveau d'encéphalisation, il est souvent diffieile de rendre eompte de l'intensité de la liaison. Cependant, il nous est possible de justifier empiriquement le bien-fondé de notre démarche. Considérons les espèces suivantes : *Euproctus montanus* (Salamandridae), *Rhyacotriton olympicus* (Ambystomatidae) et *Onychodactylus japonicus* (Hynobiidae) ; nous remarquons leur niveau d'encéphalisation élevé, l'absence de poumons et l'identité de niche écologique. Voilà donc établi un lien entre encéphalisation et éeologie (s. l.) ; la eorrélation entre l'absence de poumons et l'habitat dans les ruisseaux de montagne a déjà été soulignée par Wilder et Dunn (1920). Rappelons aussi l'importance évolutive partieulière qu'il convient de donner à *Rhyacotriton olympicus* en tant qu' « Ambystomatidae type » pouvant donner « souche » à la radiation adaptative des Plethodontidae. Ce point de vue est partagé par Szarski (1964) : « Plethodontidae evidently lost the lungs when their eommon aneestor lived in cold and agitated water. Recent *Rhyacotriton* ean be regarded as pursuing at present a parallel evolutionary eourse. » Une tendance au fouissage s'aeeompagne d'un niveau d'eneéphalisation bas, c'est le eas de *Batrachoseps attenuatus* (Plethodontidae),

Ambystoma texanum (Ambystomatidae) et *Hynobius nebulosus* (Hynobiidae). Nous ne pensons pas, cependant, qu'il convienne d'établir un lien exclusif entre niveau d'encéphalisation et écologie ; il s'agit de rapprochements qui mériteraient d'autres justifications (que nous fournirons), même si certains de nos résultats font figure de conclusion. Il est probable que le « poids » du passé évolutif des espèces intervient pour une part dans le niveau d'encéphalisation et, si les modalités écologiques dominent parfois, la valeur de l'indice d'encéphalisation est composite. Il en résulte une gêne dans l'interprétation des résultats et, à ce propos, les Salamandridae fournissent un bon exemple car il est difficile d'opérer un découpage de la famille à partir de l'indice d'encéphalisation. En revanche, chez les Plethodontidae, il est plus aisé de suivre les lignées évolutives.

La recherche du niveau d'encéphalisation des Urodèles constitue une étape préalable à l'étude plus approfondie de la variation quantitative de diverses structures cérébrales, c'est cette voie d'investigation que nous avons déjà abordée (Thireau, 1975 *b*) et que nous allons poursuivre.

Remerciements

J'adresse mes vifs remerciements à M. le Pr R. Bauchot et à M. le Pr J. Guibé. Ce travail n'aurait pas pu se réaliser sans la récolte d'Urodèles dans la nature ; cette aide m'a été fournie par de nombreuses personnes : R. G. Tuck Jr. (et coll.), I. E. Fuhn, E. Pretner, D. B. Wake, ainsi que M. Lamotte, A. Chabaud, J. Corsin, F. d'Aubenton, A. de Ricqlès, A. Dubois et J. Hebrard. Je tiens à leur exprimer ici toute ma reconnaissance et je veux souligner aussi le grand dévouement de mon ami Tuck.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Bauchot, R., 1972. — Encéphalisation et phylogénie. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, sér. D, **275** : 441-443.

Bauchot, R., et R. Platel, 1973. — L'encéphalisation. *La Recherche*, Paris, **4** (40) : 1069-1077.

Bauchot, R., et H. Stephan, 1964. — Le poids encéphalique chez les Insectivores malgaches. *Acta Zool., Stockh.*, **45** : 63-75.

Bauchot, R., et H. Stephan, 1966. — Données nouvelles sur l'encéphalisation des Insectivores et des Prosimiens. *Mammalia*, Paris, **30** (1) : 160-196.

Bauchot, R., et H. Stephan, 1969. — Encéphalisation et niveau évolutif chez les Simiens. *Mammalia*, Paris, **33** (2) : 225-275.

Bolkay, S. J., 1928. — Die schädel der Salamandrinen mit besonderer rücksicht auf ihre systematische bedeutung. *Z. Anat. Entw.*, München, 1 sér., **86** (3/4) : 259-319.

Bonin, G. von, 1937. — Brain-weight and body-weight in Mammals. *J. gen. Psychol.*, **16** : 379-389.

Boulenger, G.-A., 1917. — Les Batraciens Urodèles rapportés au genre *Euproctus*, leurs rapports éthologiques et phylogéniques. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **164** : 709-712.

Brandt, A., 1867. — Sur le rapport du poids du cerveau à celui du corps chez différents animaux. *Bull. Soc. Impér. Natur.*, Moscou, **4** : 525-543.

Brame, A. H., 1967. — A list of the world's recent and fossil Salamanders. *Herpeton*, Pasadena, **2** (1) : 1-26.

Brummelkamp, R., 1940. — Brainweight and bodysize (a study of the cephalization problem). *Ned. Akad. Wet. Verh.*, Amsterdam, **39** (5) : 1-57.

COMPOINT-MONMIGNAUT, C., 1973. — L'encéphalisation chez les Rongeurs. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, sér. D, **277** : 861-863.

COUNT, E. W., 1947. — Brain and body weight in man : their antecedents in growth and evolution. *Ann. N. Y. Acad. Sci.*, New-York, **46** (10) : 993-1122.

CRILE, G., et D. P. QUIRING, 1940. — A record of the body weight and certain organ and gland weights of 3 690 animals. *Ohio J. Sci.*, **40** (5) : 219-259.

DESPAX, R., 1923. — Contribution à l'étude anatomique et biologique des Batraciens Urodèles du groupe des Euproctes et spécialement de l'Euprocte des Pyrénées. Bonnet, Toulouse, 256 p.

DUBOIS, E., 1914. — On the relation between the quantity of brain and the size of the body in Vertebrates. *Proc. K. ned. Akad. Wet.*, Amsterdam, **16** : 647-668.

DUNN, E. R., 1917. — The Salamanders of the genera *Desmognathus* and *Leurognathus*. *Proc. U.S natn. Mus.*, Washington, **53** : 393-433.

— 1926. — The Salamanders of the family Plethodontidae. Smith college, Northampton, 2e éd., 1972, v + 441 p.

FÜHN, I. E., 1960. — Fauna Republicii Populare Romîne. Amphibia. Academia, Bucuresti, 14, 288 p.

GOULD, S. J., 1971. — Geometric similarity in allometric growth : a contribution to the problem of scaling in the evolution of size. *Am. Nat.*, Chicago, **105** (942) : 113-136.

HAIRSTON, N. G., 1949. — The local distribution and ecology of the Plethodontid Salamanders of the southern Appalachians. *Ecol. Monogr.*, Durham, **19** : 47-73.

HENDRIKCSON, J. R., 1954. — Ecology and systematics of Salamanders of the genus *Batrachoseps*. *Univ. Calif. Publ. Zool.*, Berkeley et Los Angeles, **54** (1) : 1-46.

HECHT, M. K., 1957. — A case of parallel evolution in Salamanders. *Proc. zool. Soc., Calcutta*, Mookerjce Memor. : 283-292.

HERRE, W., 1935. — Die schwanzlurche der mitteleocänen (oberlutetischen) braunkohle des geiseltales und die phylogenie der Urodelen unter einschluss der fossilen formen. *Zoologica*, Stuttgart, **33** (87) : 1-85 + 7 pl.

JARVIK, E., 1960. — Théories de l'évolution des Vertébrés. Masson, Paris, 104 p.

JERISON, H. J., 1961. — Quantitative analysis of evolution of the brain in Mammals. *Science*, Washington, **133** : 1012-1014.

LAPICQUE, L., 1934. — Sur le développement phylogénétique du cerveau. *Annls Sci. nat.*, Zoologie, Paris, 10 sér., **17** : 369-380.

LAPICQUE, L., et P. GIRARD, 1905. — Poids de l'encéphale en fonction du poids du corps chez les Oiseaux. *Mém. Soc. Biol.*, Paris, **58** (1) : 665-668.

LE GALLIC, P., 1953. — Théorie du coefficient de céphalisation de Dubois. *Mammalia*, Paris, **17** (3) : 194-207.

LÜDIKE, R., 1955. — Über den respirationsapparat verschiedener Urodelen und seine beziehungen zum herzen. *Z. Morph. Ökol. Tiere*, **43** (6/7) : 578-615.

NOBLE, G. K., 1931. — The biology of the Amphibia. Dover éd. 1954, 577 p.

ORGAN, J. A., 1961. — Studies of the local distribution, life history, and population dynamics of the Salamander genus *Desmognathus* in Virginia. *Ecol. Monogr.*, Durham, **31** : 189-220.

ÖZETI, N., et D. B. WAKE, 1969. — The morphology and evolution of the tongue and associated structures in Salamanders and Newts (family Salamandridae). *Copeia*, nº 1 : 91-123.

PARSONS, T. S., et E. E. WILLIAMS, 1962. — The teeth of Amphibia and their relation to amphibian phylogeny. *J. Morph.*, **110** (3) : 375-389.

PARSONS, T. S., et E. E. WILLIAMS, 1963. — The relationships of the modern Amphibia : A reexamination. *Q. Rev. Biol.*, **38** (1) : 26-53.

Pirlot, P., et H. Stephan, 1970. — Encephalization in *Chiroptera*. *Can. J. Zool.*, Ottawa, **48** (3) : 433-444.

Platel, R., 1972. — Les relations pondérales encéphalo-somatiques chez les Reptiles Sauriens. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, sér. D, **274** : 2181-2184.

Ridet, J.-M., 1973. — Les relations pondérales encéphalo-somatiques chez les Poissons Téléostéens. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, sér. D, **276** : 1437-1440.

Salthe, S. N., 1967. — Courtship patterns and the phylogeny of the Urodeles. *Copeia*, nº 1 : 100-117.

Snell, O., 1892. — Die abhängigkeit des hirngewichts von dem körpergewicht und den geistigen fähigkeiten. *Arch. Psychiat. NervKrankh.*, **23** : 436-446.

Stebbins, R. C., 1954. — Natural history of the Salamanders of the Plethodontid genus Ensatina. *Univ. Calif. Publs Zool.*, Berkeley et Los Angeles, **54** (2) : 47-124.

Steiner, H., 1950. — Die differenzierung der paläarktischen Salamandrinen während des Pleistozäns. *Revue suisse Zool.*, Genève, **57** (29) : 590-603.

Storer, T. I., 1925. — A synopsis of the Amphibia of California. *Univ. Calif. Publs Zool.*, Berkeley, **27** : 1-342.

Szarski, H., 1964. — The structure of respiratory organs in relation to body size in Amphibia *Evolution*, **18** (1) : 118-126.

Teissier, G., 1948. — La relation d'allométrie, sa signification statistique et biologique. *Biometrics*, **4** (1) : 14-53.

Thireau, M., 1973 . — L'encéphale de l'Euprocte des Pyrénées, *Euproctus usper* (Dugès, 1852) (Amphibia, Caudata. Salamandridae). La relation encéphalo-somatique et le dimorphisme sexuel. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 3e sér., nº 188, Zool. 127 : 1497-1513.

— 1974 . — L'encéphale de *Triturus helveticus helveticus* (Razoumowsky, 1789) (Amphibia, Caudata, Salamandridae). Étude préalable à des recherches quantitatives. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 3e sér., nº 199, Zool. 131 : 1621-1631.

— 1975 *a*. — L'allométrie pondérale encéphalo-somatique chez les Urodèles I. Relations intraspécifiques. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 3e sér., nº 297, Zool. 207 : 467-482.

— 1975 *b*. — Étude cytoarchitecturale qualitative et quantitative du télencéphale de *Salamandra salamandra* (L.) (Amphibia, Caudata, Salamandridae). *Bull. Mus., natn. Hist. nat., Paris*, 3e sér., nº 297, Zool. 207 : 503-535.

Thireau, M., et R. Bauchot, 1974. — Modification de l'allométrie pondérale encéphalo-somatique au cours de la croissance chez *Salamandra atra* Laurenti (Amphibia, Caudata, Salamandridae). Liaison avec la viviparité ? *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, sér. D, **7** : 919-922.

Thireau, M., R. Bauchot, R. Platel et J.-M. Ridet, 1973. — L'encéphale de *Salamandra salamandra fastuosa* Schreiber, 1912 (Amphibia, Caudata, Salamandridae). Étude préalable à des recherches quantitatives. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 3e sér., nº 106, Zool. 80 : 49-65.

Thorn, R., 1969. — Les Salamandres d'Europe, d'Asie et d'Afrique du Nord. Lechevalier, Paris, iv + 376 p.

Tihen, J. A., 1958. — Comments on the osteology and phylogeny of Ambystomatid Salamanders. *Bull. Fla St. Mus. biol. Sci.*, Florida, **3** (1) : 1-50.

Wahlert, G. von, 1953. — Eileiter, laich und kloake der Salamandriden. *Zool. Jb.*, Anat. Ontog. Tiere, Jena, **73** (2) : 276-324.

Wake, D. B., 1966. — Comparative osteology and evolution of the lungless salamanders, family Plethodontidae. *Mem. Sth. Calif. Acad. Sci.*, **4** : 1-111.

Wake, D. B., et I. G. Dresner, 1967. — Functional morphology and evolution of tail autotomy in Salamanders. *J. Morph.*, **122** (4) : 265-306.

Wake, D. B., et N. Özeti, 1969. — Evolutionary relationships in the family Salamandridae. *Copeia*, n° 1 : 124-137.

Waterlot, M. G., 1912. — Déterminations de poids encéphaliques et de grandeurs oculaires chez quelques Vertébrés du Dahomey. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, n° 8 : 491-494.

Wilder, I. W., et E. R. Dunn, 1920. — The correlation of lunglessness in Salamanders with a mountain brook habitat. *Copeia*, n° 83 : 63-68.

Manuscrit déposé le 25 janvier 1974.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 3e sér., n° 297, mars-avril 1975, Zoologie 207 : 483-501.

Achevé d'imprimer le 19 juillet 1975.

Étude cytoarchitecturale qualitative et quantitative du télencéphale de *Salamandra salamandra* (L.) (Amphibia, Caudata, Salamandridae)

par Michel Thireau *

Résumé. — L'encéphale de *Salamandra salamandra* (L.) a fait l'objet d'une étude anatomique. Le volume des grandes structures (télencéphale, diencéphale, mésencéphale, métencéphale et tronc cérébral) a été calculé. Il a été identifié un certain nombre de masses nucléaires télencéphaliques : bulbe olfactif (s.l.), nucleus olfactorius anterior, noyau antéro-septal, archipallium (s.l.), pallium (s.l.), striatum, noyau inter-striato-septal, septum (s.l.), épistriatum, noyaux des commissures et amygdale (s.l.). Elles ont été reliées (synonymies, homologies) aux travaux des anciens auteurs. L'étude qualitative de ces masses nucléaires par le Crésyl-violet, la Gallocyanine, le Bodian, le Flemming et le Feulgen, a permis de déceler certaines de leurs particularités ; l'étude quantitative de leur volume, de la densité et du diamètre nucléaires a débouché sur des résultats dont la significativité est discutée. L'examen d'autres espèces d'Urodèles et la comparaison de leur organisation neuroanatomique permettront de contribuer à la systématique et à la connaissance de l'évolution de cet Ordre.

Abstract. — The basis of the anatomical study is the encephalon of *Salamandra salamandra* (L.). The volume of big structures (telencephalon, diencephalon, mesencephalon, metencephalon and cerebral trunk) was calculated. A certain number of telencephalic nuclear masses was identified : olfactory bulb (s.l.), nucleus olfactorius anterior, nucleus antero-septal, archipallium (s. l.), pallium (s.l.), striatum, inter-striato-septal nucleus, septum (s.l.), epistriatum, amygdal (s.l.) and commissure nucleus. They were tied up (synonymies, homologies) with the works of old authors. The qualitative study of these nuclear masses by Cresyl-violet, Gallocyanine, Bodian, Flemming and Feulgen allow recognition of certain of their peculiarities ; the quantitative study of their volume, nuclear density and diameter, has lead to results the significance of which is discussed. The examination of other species of Urodeles and comparison of their neuroanatomical organization will serve as contribution to the systematics and evolution of the Order.

SOMMAIRE

* *Laboratoire de Zoologie (Reptiles et Poissons) du Muséum national d'Histoire naturelle, 57, rue Cuvier, 75005 Paris, et Laboratoire de Neuroanatomie comparée, Université Paris VII, 2, place Jussieu, 75005 Paris.*

Introduction

L'étude qualitative des masses nucléaires du télencéphale de la Salamandre n'a été abordée que par quelques auteurs : Van Gehuchten (1897), Bochenek (1899) et Kreth (1930) en étudièrent principalement la fibrilloarchitecture, tandis que Söderberg (1922) s'intéressa plus à sa cytoarchitecture, dans une perspective ontogénétique. Plus récemment, Nieuwenhuys (1964) donne trois schémas transversaux du télencéphale de la Salamandre. Ces auteurs ne font appel ni à des techniques histochimiques, ni à une étude quantitative. Quelques travaux quantitatifs portent sur l'ensemble des Urodèles (Nolte, 1953 ; Röhrs, 1955), ils suivent un protocole technique que nous discuterons. Ainsi, tant sur le plan qualitatif que quantitatif, il semble intéressant d'approfondir l'étude cytoarchitecturale du télencéphale de la Salamandre. Les caractéristiques retenues pour définir les masses nucléaires portent sur la taille et la densité des noyaux analysés quantitativement, sur leur colorabilité (ou leur réactivité) étudiés qualitativement. Il est tenu compte des sillons ventriculaires, constants et bien marqués ; Bergquist (1932) leur attribue une origine résultant de phénomènes de migration et de prolifération cellulaire ; aussi, nous leur donnerons un rôle accessoire dans le repérage topographique des masses nucléaires (Clairambault, 1963 ; Nieuwenhuys, 1966). Quant aux tractus fibreux, si l'identification de leur parcours est indispensable aux études fonctionnelles et ontogénétiques, ce sont des « guides auxiliaires » (Nieuwenhuys, 1966) dans l'identification des masses nucléaires. Les masses nucléaires, après repérage, font l'objet d'une analyse volumétrique. La terminologie employée évite l'usage de termes mammaliens (qui impliquent une homologie souvent incertaine), pour en préférer d'autres, plus topographiques.

Le travail que nous présentons sur *Salamandra salamandra* sera repris d'une façon systématique chez d'autres espèces d'Urodèles dont l'étude quantitative permettra probablement de mettre en évidence des différences significatives à l'intérieur de cet Ordre.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

I. Matériel

Huit exemplaires « adultes » de *Salamandra salamandra* (L.) [1] ont servi à cette étude ; ils proviennent de Bourg d'Oueil (Haute-Garonne) et ont été récoltés au cours de la mis-

1. Il s'agit de *S. salamandra fastuosa* Schreiber, 1912 ; nous estimons suffisante l'appellation binominale.

sion B/207 [1]. Bien qu'il n'y ait pas de modifieation globale de la liaison pondérale encéphalo-somatique au eours de l'ontogenèse dc la Salamandre, il nous a semblé préférable, même pour l'étude qualitative, de ne prendre que des individus « adultes » (Thireau, Bauchot, Platel et Ridet, 1973).

II. Méthodes d'étude qualitative
(voir Martoja et Martoja, 1967 ; Gabe, 1968)

Les eneéphales ont été fixés par du Bouin aqueux (48 h), du Carnoy (3 h) ou du Flemming (5 h). Les 6 individus fixés au Bouin ont été eolorés par le Crésyl-violet, la Gallocyanine ou la méthode de Bodian. La eoloration au Crésyl-violet est rapide, elle eolore bien les aeides nueléiques et le nucléole. La méthode neurofibrillaire de Bodian peut eontribuer (par la mise en évidence des traetus) à la compréhension de l'aspect et de la strueture des masses nueléaires. La triple eoloration de Flemming (variante de Winiwarter), pratiquée sur l'individu fixé au Flemming, a permis, en particulier, de repérer les globules de lipides osmiophiles dont la répartition et la teneur sont précieux lors d'études d'arehiteeture, comme eela a déjà été montré ehez les Anoures (Clairambault, 1967).

La réaetion nucléale de Feulgen et Rossenbeek (réactif de Sehiff par la méthode de Graumann) sur l'encéphale fixé au Carnoy a permis (par sa signification histochimique) de séparer les masses nueléaires riches en ADN démasqués d'autres aires beaueoup plus pauvres.

III. Méthodes d'étude quantitative

L'individu numéro 73 (Thireau, Bauchot, Platel et Ridet, 1973) de poids somatique Ps = 197 dg et de poids eneéphalique frais Pe(f) = 42 mg, a été coloré au Crésyl-violet, puis a fait l'objet d'une étude quantitative dont la méthodologie nous a été inspirée par le travail de Bauchot, 1963.

1. Calcul du coefficient de rétraction

Au eours des nombreux traitements histologiques, depuis la fixation jusqu'au montage sur lame, l'eneéphale subit une diminution de son volume. C'est l'estimation chiffrée du eoeffieient de rétraetion (K), qui traduit ee phénomène pour l'cneéphale étudié, que nous allons maintenant recherehcr.

Bauchot et Platel, 1971, ont montré que le déeoupage de l'eneéphale en plus de 50 niveaux équidistants n'améliore guère l'appréciation du volume de l'encéphale du Scinque, Seineidé de taille voisine de celle d'une Salamandre. En eonséquenee, nous avons établi 48 photogrammes de eoupes transversales de l'eneéphale de la Salamandre, distants les uns des autres de 0,23 mm. Tous ont été tirés au même grandissement final (× 60) et dans les mêmes conditions teehniques, afin de réduire les variations pondérales du papier photographique. L'ensemble de ees photogrammes est pesé (avee les lumières ventriculaires et l'hypophyse) et l'on obtient un poids $P1$. Puis l'on estime le poids moyen $P2$ (à partir

1. Muséum national d'Histoire naturelle de Paris.

de 4 étalons) de la surface d'un millimètre carré de photogramme, compte tenu du grandissement. La surface des 48 photogrammes S mm² est connue immédiatement en faisant le rapport $P1/P2$; de même que le volume reconstitué de l'encéphale : Vr mm³ $= S \times 0{,}23$. On peut admettre que la densité de la matière cérébrale, de l'hypophyse et du contenu ventriculaire est voisine de 1, alors le poids encéphalique frais (f) donne aussitôt le volume encéphalique frais $Vf = 42$ mm³.

Le coefficient de rétraction est égal au rapport Vf/Vr, soit $K = 2{,}34$; ainsi, l'encéphale s'est rétracté de près de 2 fois et demie par rapport à son volume initial. On admettra par la suite que cette rétraction globale est une constante de toute partie de l'encéphale et, d'autre part, qu'elle est également répartie dans les trois dimensions de l'espace, soit une rétraction linéaire de $\sqrt[3]{K}$.

2. **Caractérisation d'une structure télencéphalique à partir de la densité et du diamètre de ses noyaux**

Pour chaque structure télencéphalique ont été réalisés de 5 à 18 photogrammes caractéristiques (tabl. II), de grandissement 1 000. Les zones polaires des structures, les niveaux de passage de tractus et les neuropiles, n'ont pas été retenus pour l'établissement de ces photogrammes. En effet, les zones terminales des masses nucléaires ont des noyaux dont le diamètre peut présenter une certaine variation (Platel, 1969) ; d'autre part, il est bien évident que le passage d'un tractus fibreux au sein d'une structure ou la présence d'une zone synaptique pertubent notablement la densité nucléaire.

A partir des photogrammes retenus, nous avons déterminé une densité nucléaire quadratique moyenne exprimée en nombre de noyaux au millimètre carré, *dq*. Nous avons compté tous les noyaux (cf. Discussion — Conclusion) bien visibles (dont la membrane nucléaire et le nucléole sont nets), ainsi que les noyaux chevauchant dans plus de leur moitié le trait limite d'un secteur de un millimètre carré (compte tenu du grandissement final); celui-ci est choisi au hasard sur le photogramme.

Les mêmes photogrammes ont permis de mesurer par lecture directe, sur un étalon transparent de cercles calibrés de millimètre en millimètre, le diamètre rétracté Dr^{μ} des noyaux d'une structure. Une valeur moyenne a été calculée pour chaque structure avec, selon les cas (tabl. II), de 52 à 236 noyaux mesurés. Du diamètre moyen rétracté Dr^{μ}, on peut déduire, par calcul, le diamètre nucléaire moyen frais Df , en tenant compte du facteur de rétraction linéaire, soit $Df^{\mu} = Dr^{\mu} \times \sqrt[3]{K}$. Ceci suppose qu'un noyau est effectivement soumis à une rétraction identique dans toutes ses dimensions. Tous les calculs statistiques qui accompagnent la moyenne du diamètre nucléaire sont établis à partir des valeurs (Dr) lues sur les photogrammes.

Nous avons retenu, comme caractéristiques statistiques d'une moyenne, l'erreur standard pour cent Sm % et l'écart-type σ dont nous avons déjà rappelé la définition (Thireau, Bauchot, Platel et Ridet, 1973). La comparaison de *dq* et de *Dr* pour des structures voisines ou des secteurs différents de la même structure, par le test de Student Fischer (t), indique la nature de leur variation, significativement différente pour une sécurité d'au moins 95 %.

3. Caractérisation d'une structure par son volume

La méthode de ealeul du volume d'une strueture a été exposée à l'occasion de la reeherehe du eoeffieient de rétraction. Cette méthode eonsiste à reeonstituer la strueture étudiée à partir d'une sueeession de photogrammes transversaux ; plus leur nombre est élevé, meilleur devrait-être l'estimation volumique, mais l'amélioration est asymptotique (Röhrs, 1955 ; Bauchot et Platel, 1971). De toute manière, nous préeiserons, pour chaque strueture étudiée, le nombre de photogrammes établis et la distanee les séparant. Le volume d'une strueture eomprend l'ensemble de la substanee grise et de la substanee blanehe avoisinante. Sur les eoupes horizontales, sagittales et transversales de Salamandre (fig. 3 et 4) nous avons marqué d'un trait les limites interstrueturales. L'estimation du volume des diverses struetures a été faite à partir des eoupes transversales.

IV. La méthodologie des travaux de neuroanatomie quantitative chez les Urodèles

Les principaux travaux de neuroanatomie quantitative ehez les Urodèles datent d'une vingtaine d'années environ ; ils sont dus à Homeyer (1951), Nolte (1953) et Röhrs (1955). Tous ees auteurs ont fait une étude quantitative sur des eneéphales fixés et il résulte une modifieation importante par rapport aux valeurs qui auraient été obtenues sur des pièees fraîches. L'avantage de la méthode que nous avons exposée est le ealeul d'un eoefficient de rétraetion qui permet de remonter aux valeurs sur eneéphale frais. Les aneiens auteurs effectuaient des mensurations externes, dont il est bien diffieile d'obtenir une valeur préeise puisqu'il s'agit de repères ineertains sur des parties molles. D'autre part, l'expression des unités arehitecturales en volumes relatifs suppose une eroissanee isométrique, ee qui semble ne jamais être le cas (par exemple, chez *Salamandra s. fastuosa* Sehreiber, la valeur de cette allométrie, exprimée par AMR, est de 0,48 selon Thireau, Bauchot, Platel et Ridet, 1973). L'estimation de volumes (absolus) frais, telle que nous allons la faire, permettra le ealeul d'indiees qui, en nous libérant de la taille somatique de nos animaux, autoriseront l'établissement de eomparaisons interspéeifiques.

Homeyer (1951) a étudié l'ontogenèse des unités arehitecturales dans le télencéphale d'une seule espèee, *Triturus vulgaris* (Linné) et, malgré les insuffisances méthodologiques que nous avons dénoncées, eet auteur met en évidenee des allométries de eroissanee variant au eours des phases larvaire, juvénile et adulte du développement. Cette remarque vient appuyer le ehoix d'individus « adultes » pour la présente étude. Homeyer distingue la substanee blanehe et la substanee grise au cours de son étude quantitative ; nous estimons qu'il est très diffieile de définir une limite préeise entre ees deux zones et nous avons préféré ne pas faire cette distinction.

Nolte (1953) traite des eorrélations liant les dimensions de l'encéphale, ou la surfaee des struetures eneéphaliques, à la longueur museau-eloaque prise eomme grandeur de référenee. D'autre part, eet auteur ealeule la densité nueléaire de quelques struetures chez les adultes et des juvéniles de *Triturus vulgaris* (L.), *T. cristatus* (Laur.), *Salamandra atra* (Laur.) et *S. salamandra* (L.). Dans un préeédent travail (Thireau, Bauchot, Platel et Ridet, 1973) sur *S. s. fastuosa* Sehreiber, nous avons montré que la longueur museau-

cloaque est la meilleure grandeur de référence métrique. Nolte ne détermine pas le volume des masses nucléaires, elle calcule simplement leur surface relative au moyen d'un planimètre. Sur un schéma, cet auteur indique les secteurs des structures télencéphaliques qui ont fait l'objet d'un calcul de densité nucléaire ; nous estimons que l'emplacement des secteurs choisis dans l'area medialis (= archipallium s. l.) et l'area dorsalis (= pallium dorsal) n'est pas caractéristique de ces structures.

Röhrs (1955) fournit des résultats sur les variations interspécifiques de la forme des encéphales et du volume des structures cérébrales pour 21 espèces d'Urodèles (Salamandridés, Necturidés et Pléthodontidés), représentées par 100 « adultes » et juvéniles. Röhrs aborde le problème de la rétraction ; il signale que la fixation au formol entraîne une plus forte rétraction que le Bouin, dont il préconise l'usage. A partir de la longueur totale, de la largeur et de la hauteur moyennes de l'encéphale, un volume V_1 est déduit par calcul. Les mêmes mesures, effectuées sur coupes histologiques, donnent un volume V_2 inférieur à V_1. Ces volumes encéphaliques sont imprécis et théoriques car l'encéphale est assimilé au parallélépipède rectangle qui l'enferme au plus près ; ils n'autorisent pas le calcul d'un coefficient de rétraction puisque V_1 est déterminé sur encéphale préfixé 24 heures. Enfin, les mesures linéaires effectuées sur coupes sont modifiées par la déformation due au microtome. Röhrs calcule par planimétrie le volume de quelques structures (qu'il ne délimite pas clairement) et distingue deux zones dans la substance grise, au niveau de l'area medialis et de l'area dorsalis : la méthode et l'intérêt d'une telle subdivision nous semblent discutables.

Nous n'aborderons pas les résultats trouvés par Nolte et Röhrs dans ce présent travail portant sur la seule espèce *S. salamandra*. Toutefois, l'examen critique de la méthodologie employée jusqu'à présent en neuroanatomie quantitative chez les Urodèles nous encourage à reprendre cette étude d'une manière plus vaste et plus approfondie en utilisant la méthode que nous avons précédemment exposée.

LES GRANDES SUBDIVISIONS DE L'ENCÉPHALE (Fig. 1 et 2)

L'étude volumétrique des grandes subdivisions de l'encéphale porte sur l'ensemble de la matière nerveuse dans des limites définies et à l'exclusion de toute lumière ventriculaire.

Pour l'étude volumétrique des masses nucléaires, le télencéphale de la Salamandre a fait l'objet d'un découpage en 26 niveaux régulièrement espacés de 0,15 mm (le découpage en 48 niveaux affecte le télencéphale sur 16 niveaux seulement). A partir des 26 coupes, et par la méthode exposée pour le calcul du coefficient de rétraction, il a été possible d'estimer le volume frais de l'hémisphère cérébral gauche, soit 9,83 mm^3 ; le volume frais du télencéphale, déduit par calcul, est de 19,67 mm^3. Cette méthode de calcul implique une parfaite symétrie des hémisphères entre eux, ce qui resterait à démontrer dans le cas de la Salamandre. Chez les Vertébrés inférieurs, Braintenberg et Kemali (1970) notent des exceptions à la symétrie bilatérale dans l'épithalamus ; plus récemment encore, Bauchot et Platel (1971) mettent en évidence une asymétrie constitutionnelle dans l'encéphale de

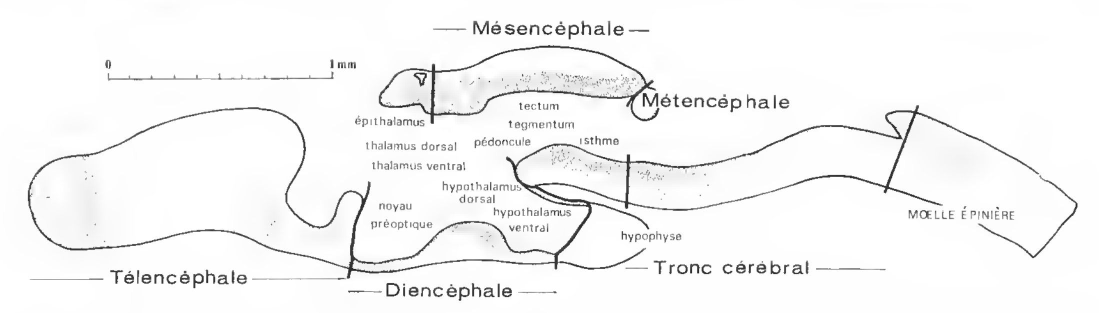


Fig. 1. — Coupe sagittale de l'encéphale de *S. salamandra*. La limite des grandes subdivisions (télencéphale, diencéphale, mésencéphale, métencéphale, tronc cérébral) apparaît sous forme d'un trait épais.

Scincus scincus (L.). La limite télencéphalique postérieure adjoint l'amygdale (s. l.) aux hémisphères cérébraux et aux bulbes (s. l.).

A partir du découpage de l'encéphale en 48 niveaux régulièrement espacés de 0,23 mm, il a été permis d'estimer le volume frais du diencéphale (8 niveaux), du mésencéphale (7 niveaux) et du tronc cérébral (16 niveaux). Le volume diencéphalique n'introduit pas l'hypophyse mais comprend le chiasma optique et divers noyaux : préoptique, épithalamus, thalamus (s. l.) et hypothalamus (s. l.). Ce volume diencéphalique frais est de 4,98 mm^3. Le mésencéphale comprend le tectum, le tegmentum, le pédoncule et l'isthme ; son volume frais est de 4,28 mm^3. Le tronc cérébral débute au niveau du tegmentum des nerfs V et VII, il s'étend jusqu'à la coupe qui suit la fermeture du quatrième ventricule. Cette dernière délimitation, assez arbitraire, est due à la difficulté de repérage (dans un découpage en 48 niveaux) du point d'émergence de la première paire de nerfs rachidiens qui matérialise extérieurement le début de la moelle épinière. Le volume frais du tronc cérébral est de 6,81 mm^3.

Avec le découpage de l'encéphale en 48 niveaux, le cervelet n'est touché que deux fois et l'estimation de son volume serait très imprécise ; aussi, nous avons rapproché les photogrammes en les espaçant de 0,04 mm seulement, le cervelet se trouve alors représenté

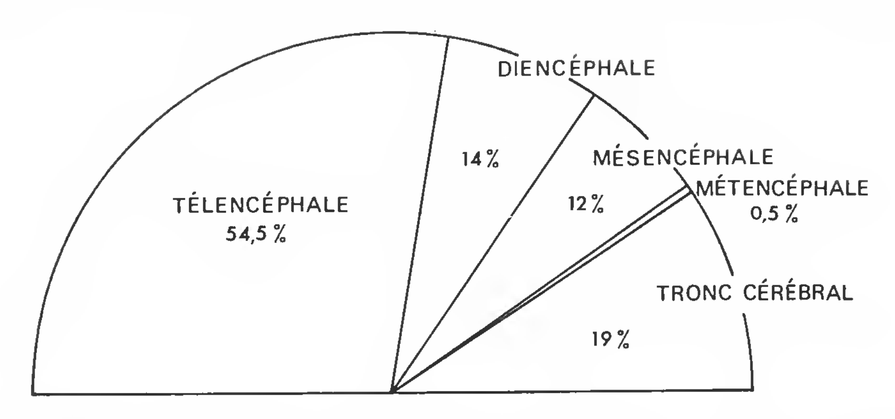


Fig. 2. — Diagramme à secteurs exprimant le volume relatif (en pour cent du volume encéphalique total) des grandes subdivisions de l'encéphale de *S. salamandra*.

par 8 niveaux affectant le noyau et le corps cérébelleux. L'estimation volumétrique du cervelet donne pour valeur 0,20 mm³. La figure 2 est une représentation sous forme de diagramme à secteurs du volume des grandes subdivisions encéphaliques. Il est à rapprocher du schéma de l'organisation quantitative de *Scincus scincus* (L.) fourni par BAUCHOT et PLATEL (1971), dont il diffère notablement. Ultérieurement, ce même diagramme, établi pour l'ensemble des Urodèles, permettra de tester l'homogénéité neuroanatomique de cet Ordre.

LES MASSES NUCLÉAIRES TÉLENCÉPHALIQUES

I. RAPPEL HISTORIQUE ET CHOIX D'UNE TERMINOLOGIE

Ce premier travail ne permet pas d'entreprendre un historique complet de la connaissance architecturale des masses nucléaires du télencéphale des Urodèles. Au cours de travaux ultérieurs, portant sur d'autres espèces que *S. salamandra*, nous aurons l'occasion de revenir sur les descriptions fournies par les anciens auteurs. Le tableau I récapitule la terminologie employée pour la Salamandre par BOCHENEK (1899), SÖDEBERG (1922) et KRETH (1930) ; des synonymies sont établies. Nous avons jugé souhaitable d'étendre les références aux travaux d'HERRICK sur l'Ambystome (1927) et le *Necturus* (1933), étudiés d'une façon très approfondie. L' « homologie » que nous établissons est déduite d'une simple identité de position topographique (topologie) entre les masses nucléaires de la Salamandre et celles des deux autres espèces. Plus tard, nous fournirons une argumentation qualitative et surtout quantitative pour étayer cette proposition d'homologie. Une récente mise au point sur la notion d'homologie vient d'être réalisée par SARAN (1973). Des mises en synonymie d'appellations de masses nucléaires de diverses espèces d'Urodèles ont été faites par HERRICK (1933), ARIËNS KAPPERS, HUBER et CROSBY (1936). Nous avons tenu compte aussi des synonymies attribuées par CLAIRAMBAULT et DERER (1968) dans le genre *Rana* ; nous suivons ces auteurs pour retenir une terminologie à caractère plus topographique que phylogénétique. En effet, HERRICK (1927) a nettement recherché chez les Urodèles une organisation encéphalique de Vertébré supérieur. Cette attitude se retrouve dans le travail de neuroanatomie comparée d'ARIËNS KAPPERS, HUBER et CROSBY (1936), où le télencéphale des Amphibiens est présenté ainsi : « It is a generalized type and illustrates relatively well the fundamental plan upon which those of higher vertebrates are based ». HERRICK reprend une terminologie « mammalienne » pour désigner les masses nucléaires : « These areas are not exactly homologous with the mammalian parts after which they are named, but each of them exhibits a sufficient number of distinctive features to justify the comparison ». L'on est en droit de se demander, à la lecture d'autres passages, si les perspectives phylogénétiques de cet auteur n'ont pas, en définitive, plus gêné que favorisé la démarche de ses travaux. Certains auteurs modernes, en particulier HOFFMAN (1963, 1966), KEMALI et BRAITENBERG (1969), et CAPANNA (1969), utilisent toujours une terminologie se référant aux Mammifères pour nommer des structures d'Anoures ; nous nous interrogeons sur le bien-fondé d'une telle attitude.

Dans le tableau I nous n'avons pas fait figurer les homologies que nous proposons

pour les travaux quantitatifs d'HOMEYER (1951), NOLTE (1953) et RÖHRS (1955), à savoir : « area medialis pallii » = archipallium (s. l.), « area dorsalis pallii » = pallium dorsal, « area lateralis pallii » = pallium latéral, « épistriatum » = striatum et « striatum » = noyau inter-striato-septal. Au cours de l'étude qualitative du télencéphale de la Salamandre, nous discuterons, pour quelques masses nucléaires, de certaines restrictions qui ne sont pas exprimées dans le tableau I.

II. ÉTUDE QUALITATIVE
(Fig. 3 et 4)

Au cours de cette étude qualitative nous allons examiner séparément chaque aire télencéphalique, en précisant sa topographie générale, ses limites, et des caractères cytologiques donnés par quelques « colorations ».

1. **Le bulbe olfactif** (s. l.)

Le système olfactif des Vertébrés a fait l'objet d'une synthèse d'ALLISON (1953) et de NIEUWENHUYS (1967). En ce qui concerne le bulbe olfactif des Urodèles, ce sont surtout les travaux d'HERRICK qui ont été repris par ces auteurs. Chez *Ambystoma*, d'après HERRICK (1924 et 1927), il existe un bulbe olfactif accessoire, absent chez *Necturus* (HERRICK, 1931 et 1933). Chez la Salamandre (THIREAU, BAUCHOT, PLATEL et RIDET, 1973), nous avions cru repérer, en morphologie externe, un bulbe olfactif accessoire. Dans son travail sur *Salamandra maculosa*, KRETH (1930) reconnaît une pars posterior à la formatio bulbaris en s'interrogeant sur son homologation à un bulbulus accessorius (bulbe olfactif accessoire). L'étude histologique que nous avons entreprise sur l'encéphale de la Salamandre montre qu'il n'existe qu'un bulbe olfactif principal, que nous avons pu diviser en une partie rostrale et une partie caudale, mais nous n'avons pas reconnu de bulbe olfactif accessoire (lieu de pénétration du nerf voméro-nasal issu de l'organe de Jacobson). FRANCIS (1934) pense que l'organe de Jacobson n'existe pas chez les Urodèles mais qu'il aurait pour équivalent fonctionnel le sinus lateralis nasi. D'autres espèces qu'*Ambystoma* sont peut-être pourvues d'un bulbe olfactif accessoire ; nous aurons l'occasion de revenir sur cette question au cours de travaux ultérieurs.

Le bulbe olfactif principal occupe d'abord la partier ostrale, puis rostro-latérale des hémisphères cérébraux ; le striatum lui succède. Juste à l'apparition du nucleus olfactorius anterior s'individualise la limite entre le bulbe olfactif rostral et le bulbe olfactif caudal ; il est également aisé de définir cette limite par des caractères quantitatifs. Dans sa partie moyenne, le bulbe olfactif rostral est limité médialement par le nucleus olfactorius anterior, suivi par le début des masses nucléaires télencéphaliques. Un peu en arrière du nucleus olfactorius anterior, s'amorce le ventricule latéral dont le sulcus endorhinalis et l'angle ventral soulignent l'extension médiale du bulbe olfactif principal.

Depuis le bord médial jusqu'au bord latéral du bulbe olfactif principal, on rencontre plusieurs zones : la couche des « grains », la couche des cellules mitrales, la couche plexiforme, la couche glomérulaire et le « stratum nervosum ». En coupe transversale, les « grains » et la couche mitrale forment deux « croissants » emboîtés l'un dans l'autre. Les noyaux mitraux présentent une plage cytoplasmique faiblement colorée aux oxazines. Les « grains »

TABLEAU I. — Synonymie des divers noyaux télencéphaliques chez la Salamandre et référence[1] à deux autres espèces.

Terminologie proposée pour *Salamandra salamandra*	Terminologie employée par d'autres auteurs				
	Kuhlenbeck, 1921 *Salamandra maculosa*	Söderberg, 1922 *Salamandra* sp.	Bocheuek, 1899 Kreth, 1930 *Salamandra maculosa*	Herrick, 1927 *Amblystoma*[2]	Herrick, 1933 *Necturus maculosus*
Bulbe olfactif principal (rostral et caudal)	Formatio lobaris Nucleus postolfactorius lateralis ?	Bulbus olfactorius	Lobus olfactorius (Bochenek) Formatio bulbaris (Kreth) Formatio bulbaris pars posterior = bulbulus accessorius ? (Kreth)	Bulbus olfactorius	Bulbus olfactorius
Couche des « Grains »	Zona granularis		Granula (Bochenek) Cellulae bulbares : dorsales, mediales et ventrales (Kreth)	Stratum granulare	Stratum granulare
Couche des cellules mitrales	Zona mitralis		Mitralzellen (Bochenek)	Stratum of mitral cells	Stratum of mitral cells
Couche plexiforme	Zona molecularis			Stratum moleculare	Stratum moleculare
Couche glomérulaire	Zona glomerulosa } formatio bulbaris		Glomeruli (Bochenek)	Stratum glomerulosum	Stratum glomerulosum
« Stratum nervosum »	Fila olfactoria } formatio bulbaris			Stratum nervosum	Stratum nervosum
Nucleus olfactorius anterior	Nucleus olfactorius anterior	Nucleus olfactorius lateralis		Nucleus olfactorius anterior	Nucleus olfactorius anterior
Archipallium (dorsal et venral)	Area medialis pallii (primordium hippocampi), portio dorsalis + portio ventralis	General pallium + hippocampal pallium	Septum (Bochenek) Primordium hippocampi (Kreth)	Primordium hippocampi	Primordium hippocampi
Pallium dorsal	Area dorsalis pallii	Pyriformal pallium	Pallium (Bochenek)	Primordium pallii dorsalis	Primordium pallii dorsalis
Pallium latéral	Area lateralis pallii	Nucleus olfactorius lateralis	Pallium (Bochenek)	Nucleus olfactorius dorso-lateralis	Primordium piriforme + nucleus olfactorius anterior dorso-lateralis ?

Épistriatum	Épistriatum	Regio curva ?	Prominentia lateralis + épistriatum (Kreth)	Nucleus amygdalae dorso-lateralis	Nucleus amygdalae + prominentia lateralis
Striatum	Nucleus basalis = corpus striatum	Tuberculum olfactorium + striatum	Striatum (Kreth)	Corpus striatum + nucleus caudatus ?	Corpus striatum + nucleus olfactorius anterior ventro-lateralis ?
Noyau antéro-septal	Septum ? Eminentia septalis ? Nucleus postolfactorius medialis ?			Nucleus olfactorius anterior ventralis ?	Nucleus olfactorius anterior ventralis ?
Septum médial	Nucleus medialis septi	Medial septum	Nucleus medialis septi (Kreth)	Nucleus medialis septi + diagonal band of broca	Nucleus medialis septi + diagonal band of broca
Pars supra-foraminalis septi	Pars fimbrialis septi	Fimbrial part of septum	Pars fimbrialis septi (Kreth)	Pars fimbrialis septi	Pars fimbrialis septi
Septum latéral	Nucleus lateralis septi	Lateral septum	Striatum ? (Bochenek) Eminentia septalis (Kreth)	Nucleus lateralis septi	Nucleus lateralis septi
Noyaux commissuraux				Bed nuclei	Bed nuclei
Noyau inter striato-septal		Septum	Striatum (Bochenek) Prominentia ventralis (Kreth)	Nucleus accumbens septi	Nucleus septi
Amygdale (médiale et basale)				Nucleus amygdalae	Nucleus amygdalae
Sulcus limitans medialis	Sulcus limitans (hippocampi)	Sulcus limitans internus	Fissura limitans hippocampi (Kreth)	Sulcus limitans hippocampi	Sulcus limitans hippocampi
Angle dorsal		Sulcus limitans hippocampi lateralis			
Sulcus rhinalis		Sulcus limitans pallii		Sulcus rhinalis	Sulcus rhinalis
Sulcus endorhinalis		Sulcus limitans externus	Sulcus endorhinalis (Kreth)	Sulcus endorhinalis	Sulcus endorhinalis
Angle ventral	Angulus inferior	Sillon C			Angulus ventralis
Sulcus septi				Sulcus limitans septi	Sulcus limitans septi

1. Cette « homologie » est simplement topologique.
2. Il s'agit certainement d'*Ambystoma tigrinum* (cf. HERRICK, 1948).

réagissent mieux à ces colorants et la réaction nucléale de Feulgen indique leur plus grande richesse en ADN démasqués. Des « grains » dorsaux et ventraux du bulbe olfactif caudal se différencient des autres par une coloration plus intense au Crésyl-violet et une teinte brun clair au Flemming ; ces « grains » sont en contact avec le bord hémisphérique ; il s'agit peut-être de cellules superficielles et de transition signalées par Herrick (1924, 1931). Il n'y a pas de globules lipidiques osmiophiles dans le bulbe olfactif rostral, sauf dans sa portion postérieure ; en revanche, le bulbe olfactif caudal en contient dans toute sa masse. Le Bodian met bien en évidence la couche des glomérules et, au sein des « grains » du bulbe olfactif principal, une zone renfermant des travées fibreuses ; lors de l'étude quantitative, elle ne sera pas retenue dans l'estimation de la densité nucléaire.

2. **Le nucleus olfactorius anterior**

Il convient d'abandonner la notion d' « undifferentiated tissue » (Herrick, 1933) pour cette masse nucléaire. C'est seulement la partie rostrale du nucleus olfactorius lateralis (Söderberg, 1922) et le nucleus olfactorius anterior medialis (s. l.) (Herrick, 1933) qui peuvent être proposés comme synonyme et homologue du nucleus olfactorius anterior de la Salamandre.

Chez la Salamandre, le nucleus olfactorius anterior apparaît près du bord médial du ventricule latéral et s'étend entre le bulbe olfactif principal et le début des aires télencéphaliques. Les premiers noyaux du nucleus olfactorius anterior s'organisent au sein du bulbe olfactif principal, en files parallèles au bord du ventricule latéral. Des globules lipidiques osmiophiles se concentrent dans la couche épendymaire du nucleus olfactorius anterior ; en revanche, on les trouve dispersés dans la couche des grains du bulbe olfactif caudal. Les oxazines colorent moins les noyaux du nucleus olfactorius anterior que les grains du bulbe olfactif principal et la réaction de Feulgen révèle une quantité d'ADN démasqués plus élevée dans ces derniers. La coloration de Bodian met en évidence le neuropile dorsal antérieur où la densité nucléaire diminue ; c'est le début du pallium dorsal. Puis le pallium latéral et l'archipallium se différencient progressivement : les critères nucléaires qualitatifs et quantitatifs réunis permettent de préciser l'apparition des aires télencéphaliques.

3. **Le septum** (s. l.)

Classiquement, chez les Amphibiens, les auteurs reconnaissent deux noyaux septaux principaux : le septum médial (donnant la pars supra-foraminalis septi au niveau du foramen de Monro) avec la bande diagonale de Broca, et le septum latéral (auquel l'on rattache les noyaux des commissures, en arrière du foramen de Monro). Herrick (1921, 1927) décrit un nucleus accumbens septi que Clairambault et Capanna (1970) nomment noyau inter-striato-septal. En avant du septum (s. l.), nous avons reconnu la présence d'une masse nucléaire individualisable à laquelle nous avons donné le nom de noyau antéro-septal. Nous allons étudier tous ces noyaux successivement.

a — *Le noyau antéro-septal*

Nous suggérons d'homologuer ce noyau au nucleus olfactorius anterior ventralis d'Herrick (1927, 1933) ; ceci demanderait confirmation par l'étude d'*Ambystoma* et de

Necturus avec les mêmes colorations que pour *Salamandra*. De plus, certains auteurs ne partagent pas l'opinion de Nieuwenhuys (1966) et il conviendrait alors de ne pas se limiter à des critères topographiques et cytoarchitecturaux mais, aussi, de repérer les afférences et les efférences fibreuses pour donner le nom de noyau à l' « aire » antéro-septale. Nous avons pensé que le qualificatif d'antéro-septal donné à ce noyau précise suffisamment sa position topographique, sans trop préjuger d'une éventuelle appartenance septale.

Ce sont, en fait, à la fois des considérations topographiques, quantitatives et qualitatives, qui nous ont conduit à isoler cette structure. Le noyau antéro-septal se situe entre la partie ventrale du nucleus olfactorius anterior (en avant) et le reste des formations septales ; il est bordé (médialement) par l'archipallium et latéralement par les « grains » (du bulbe olfactif accessoire). Au Crésyl-violet, ses noyaux semblent plus colorés que les « grains » : la situation est inverse pour une coloration à la Gallocyanine. En réalité, la réaction de Feulgen permet probablement de trancher : elle indique une quantité en ADN démasqués intermédiaire (pour les noyaux antéro-septaux) entre celle des « grains » (la plus intense) et celle de l'archipallium. Les globules lipidiques osmiophiles sont en quantité élevée dans le noyau antéro-septal, ce qui contribue à l'individualisation de ce noyau.

b — *Le septum médial*

Il débute en arrière du noyau antéro-septal et s'achève après le foramen de Monro. Sa limite dorsale, avec l'archipallium, est le sulcus limitans medialis [mis en synonymie par Clairambault et Derer (1968) avec le sulcus limitans hippocampi]. Il n'y a pas, chez la Salamandre, de zona limitans medialis. Ventro-latéralement le septum médial est bordé par le noyau inter-striato-septal, sans qu'il y ait affrontement des deux masses nucléaires. Contre le bord hémisphérique médial sont plaquées une ou deux rangées de noyaux poursuivies jusqu'à une position très ventro-médiale ; nous supposons qu'ils constituent la bande diagonale de Broca. Le septum latéral borde, latéralement, le septum médial qui se réduit progressivement jusqu'au foramen de Monro, en raison de l'extension médiale des ventricules latéraux. Au-dessus du foramen de Monro, le septum médial fournit la pars supra-foraminalis-septi, voisine de l'archipallium ventral ; en dessous, il persiste sous forme d'une carène sagittale qui s'estompe. Le septum médial présente des noyaux groupés en amas dont le nombre augmente dans la région caudale ; ces noyaux sont plus riches en ADN démasqués que ceux du septum latéral ou de l'archipallium ventral ; la masse nucléaire du septum médial possède peu de globules lipidiques osmiophiles.

c — *Le septum latéral* (s. s.)

Le septum latéral (s. l.) comprend deux masses nucléaires ; le septum latéral (s. s.) que nous envisageons maintenant et les noyaux des commissures, qui seront étudiés à part. Le septum latéral (s. s.) correspond peut-être à la partie médio-rostrale du striatum de Bochenek (1899) ; les autres synonymies ou homologies proposées dans le tableau I laissent beaucoup moins de doute. Le septum latéral est limité dorsalement de l'archipallium ventral par le sulcus limitans medialis et il est séparé ventralement du noyau inter-striato-septal par le sillon septal. Le septum latéral débute en arrière du noyau antéro-septal et s'achève au niveau du foramen de Monro. Il présente des noyaux aux caractéristiques

opposées à celles du septum médial : absence de regroupements en amas, teneur en ADN démasqués faible, richesse en globules lipidiques osmiophiles.

d — *Le noyau inter-striato-septal* (NISS)

Clairambault et Capanna (1970) homologuent le NISS au nucleus accumbens septi de Herrick (1921, 1927 et 1933), en s'appuyant sur des critères topographiques. Nous suivons leur référence à Herrick (1921) pour *Rana pipiens* et Herrick (1927) pour *Ambystoma*. Quant à *Necturus*, décrit par Herrick (1933), la prominentia ventralis est, selon l'auteur, le précurseur de la tête du nucleus caudatus et du nucleus accumbens septi d'*Ambystoma*. En conséquence, il serait logique que le NISS soit homologue (en partie) de la prominentia ventralis ; d'ailleurs, Herrick (1933) ne parle pas de nucleus accumbens septi chez *Necturus*. Seulement, à propos de l'étude du Necture, Herrick (1933) met en synonymie son nucleus septi avec le striatum de Bochenek (1899), que nous reconnaissons comme le NISS de la Salamandre. Enfin, Herrick (1933) décrit le nucleus septi du Necture à l'emplacement du NISS de la Salamandre et nous proposons d'homologuer ces deux masses nucléaires. Précisons encore que, d'après la description d'Herrick (1933), la partie caudale du nucleus septi donne les bed nuclei ; ce serait donc seulement la partie antérieure du nucleus septi qu'il faudrait homologuer au NISS. Nous voyons sur cet exemple que la question des mises en synonymies, et surtout des homologations, n'est pas toujours simple. Dans l'exemple choisi, elle mériterait d'être reprise lorsque nous étudierons *Ambystoma* et *Necturus*.

Le NISS se situe entre le noyau antéro-septal (en avant) et les noyaux des commissures (en arrière). Latéralement, il est bordé par le striatum (angle ventral) et médialement par le septum latéral (sillon septal). La réaction nucléale de Feulgen est intense dans le NISS, surtout au niveau épendymaire, où par ailleurs les globules lipidiques osmiophiles sont gros et nombreux.

e — *Les noyaux des commissures*

Les noyaux inter-striataux-septaux sont séparés, en arrière du foramen de Monro, par la partie caudale du septum (s. s.) qui forme une carène saillant dans la lumière interventriculaire. Lorsque cette carène disparaît et que régresse le sillon interhémisphérique ventral, les NISS sont remplacés par les noyaux des commissures. Ils sont fusionnés en une seule masse traversée par les commissures archipalliée et antérieure qui perturbent la répartition et la densité nucléaires. En arrière, les noyaux des commissures sont réduits et disparaissent au niveau amygdalaire ; leur limite latérale est le striatum (angle ventral). Comme dans le NISS, les globules lipidiques osmiophiles sont gros et abondants, mais la réaction nucléale de Feulgen est beaucoup moins intense.

4. Le striatum

Cette masse nucléaire débute en arrière du bulbe olfactif caudal et se termine au niveau commissural. Le striatum est limité dorsalement par le pallium latéral (sulcus endorhinalis) puis par l'épistriatum et, ventralement, par le noyau antéro-septal, puis par le NISS et les noyaux des commissures (tous deux soulignés par l'angle ventral). Le ganglion basal

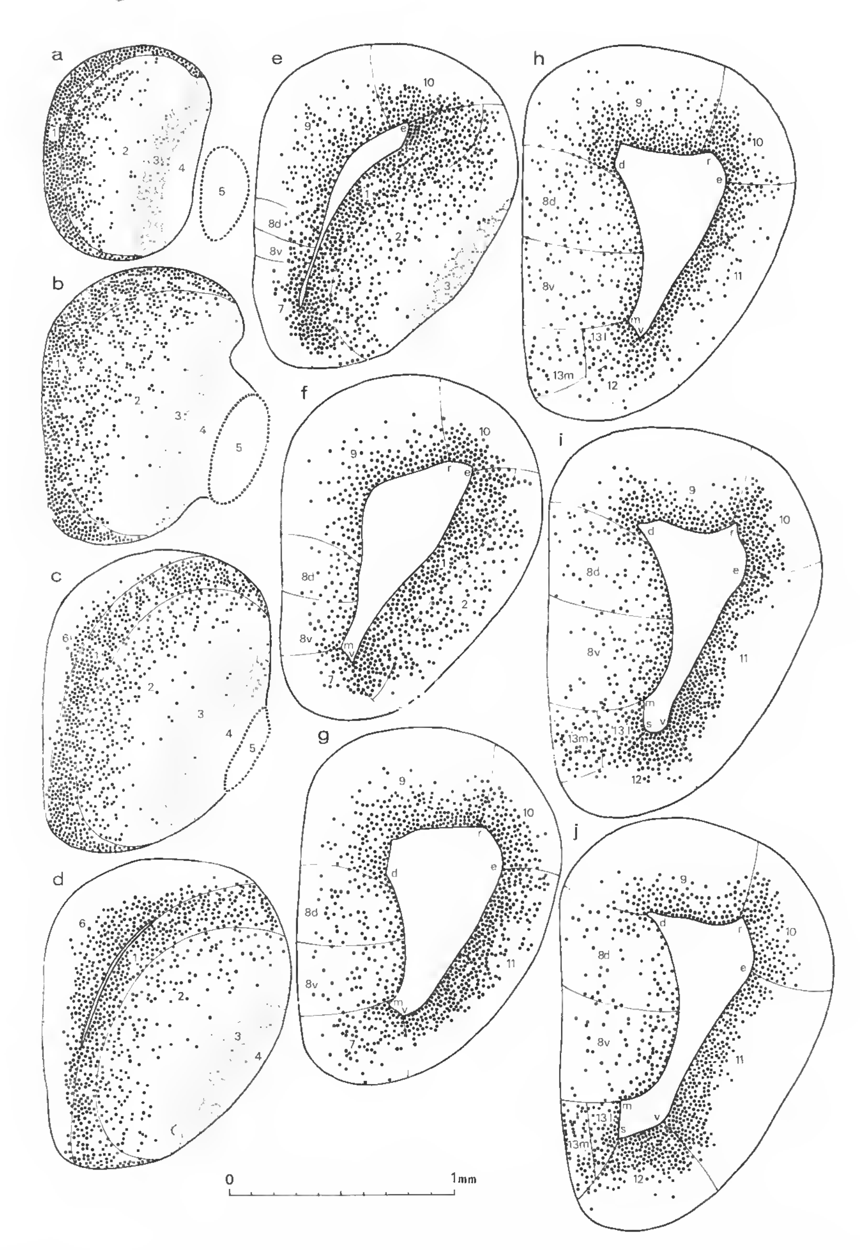


Fig. 3. — Coupes transversales sériées du télencéphale de *S. salamandra*, depuis l'extrémité rostrale jusqu'à proximité du foramen de Monro (fig. a à j).

d, angle dorsal ; e, sulcus endorhinalis ; m, sulcus medialis ; r, sulcus rhinalis ; s, sulcus septi ; v, angle ventral.

1 à 4, bulbe olfactif principal ; 1, couche des « grains » ; 2, couche des cellules mitrales ; 3, couche des glomérules ; 4, « stratum nervosum » ; 5, nerf olfactif (I) ; 6, nucleus olfactorius anterior ; 7, noyau antéro-septal ; 8 d, archipallium dorsal ; 8 v, archipallium ventral ; 9, pallium dorsal ; 10, pallium latéral ; 11, striatum ; 12, noyau inter-striato-septal ; 13 l, septum latéral ; 13 m, septum médial ; 14, épistriatum ; 15, noyau des commissures ; 16, amygdale médiale ; 17, amygdale basale ; 18, noyau préoptique.

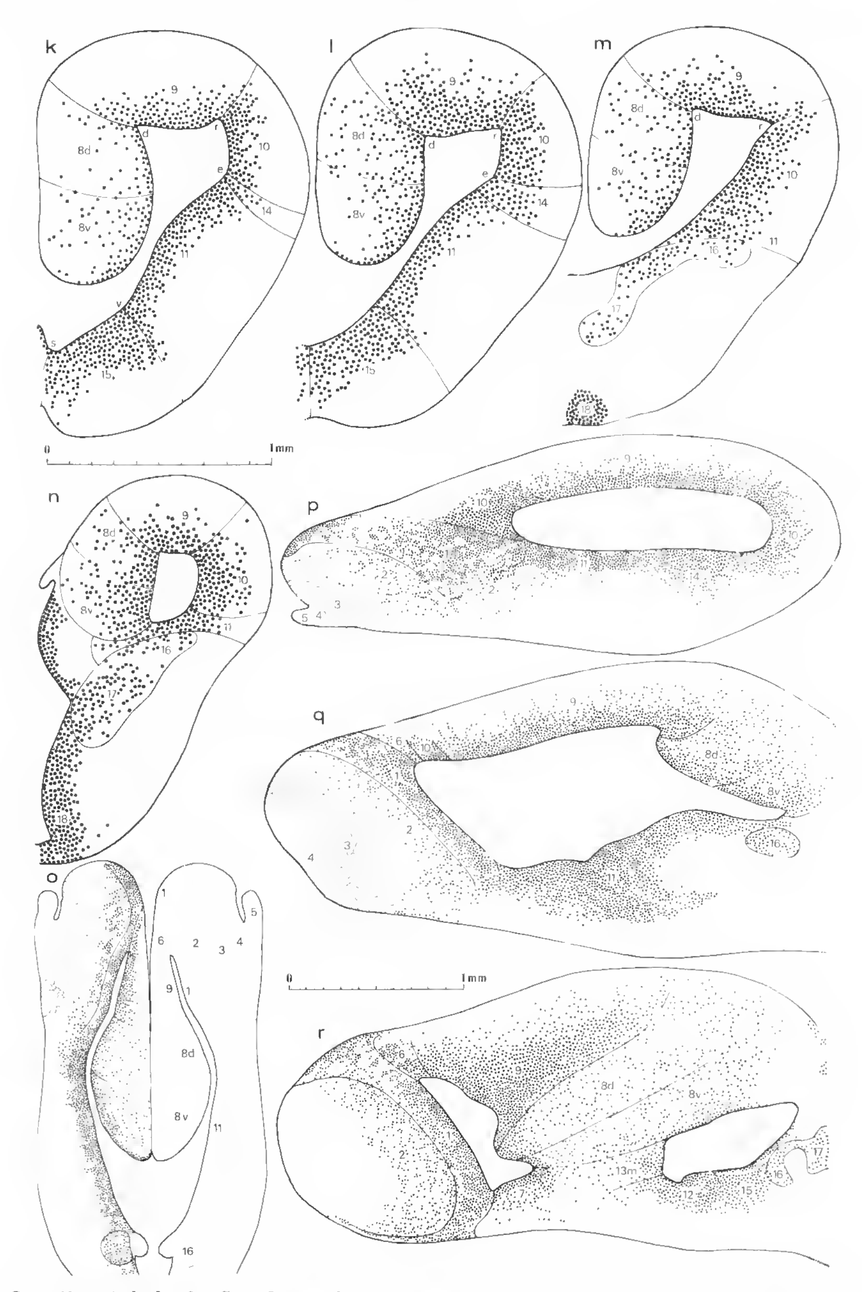


Fig. 4. — Le télencéphale de *S. salamandra*. Coupes transversales sériées du niveau précommissural jusqu'au troisième ventricule (fig. k à n, suite de la figure 3). Coupe horizontale (fig. o) et coupes sagittales sériées (fig. p, q et r). Les figures k à n sont à une plus grande échelle que les figures o à r. Même numérotation des légendes que dans la figure 3.

(= striatum) de la Salamandre a fait l'objet d'une étude au Golgi par Van Gehuchten (1897). Nous proposons dans le tableau 1 d'adjoindre le nucleus caudatus de l'Ambystome et le nucleus olfactorius anterior pars ventro-lateralis du Necture au corpus striatum d'Herrick (1927 et 1933) : ceci demanderait à être vérifié lors de l'étude de ces deux Urodèles.

Herrick (1927) écrit que le corpus striatum des Urodèles « ... is in so undifferentiated condition as to make its analysis and even the determination of its boundaries very difficult » : nous avons en partie ressenti cette gêne chez la Salamandre où le striatum ne semble pas, par cette étude qualitative, divisible en une partie dorsale et une partie ventrale. C'est aussi le cas de l'Ambystome (Herrick, 1927), mais pas du Necture (Herrick, 1933). Dans les niveaux postérieurs, l'épaisseur du striatum diminue notablement en raison du passage de tractus fibreux et de la formation de neuropiles (visibles au Bodian). La réaction de Feulgen est intense dans l'ensemble du striatum ; la Gallocyanine permet de bien différencier le striatum des autres masses nucléaires ; le Flemming révèle très peu de lipides (surtout dans la région rostrale). La présence inconstante d'un sulcus striati peu marqué et l'existence d'une différence plus ou moins nette dans la réponse au Feulgen des régions striatales, ventrale et dorsale, reposent la question de l'individualisation de deux masses nucléaires : nous aurons l'occasion de trancher clairement lors de l'étude quantitative.

5. **L'épistriatum**

Nous proposons de mettre l'épistriatum en synonymie avec la regio curva de Söderberg (1922), bien que cette structure soit décrite chez le triton. La prominentia lateralis et la partie latérale seulement du nucleus amygdalae du Necture (Herrick, 1933) occupent le même emplacement que l'épistriatum de la Salamandre.

L'épistriatum de la Salamandre est une petite masse nucléaire bien caractéristique s'insinuant (du foramen de Monro jusqu'au niveau commissural postérieur) entre le pallium latéral et le striatum. En coupe transversale, l'épistriatum « surplombe » nettement le striatum. Les noyaux épistriataux ont tendance à s'aligner selon une direction courbe (surtout dans la portion caudale) ; leur forme est toujours allongée. Dans l'épistriatum, la réaction de Feulgen est aussi intense que dans le striatum mais l'examen des globules lipidiques révélés au Flemming tend, au contraire, à rapprocher l'épistriatum du pallium latéral.

6. **Le pallium dorsal**

Il correspond en partie seulement au pallium de Bochenek (1899). Le pallium dorsal est la première grande structure télencéphalique qui apparaisse ; il s'achève au pôle caudal de l'hémisphère cérébral. Le pallium dorsal est situé entre l'archipallium (angle dorsal) et le pallium latéral (sulcus rhinalis). Herrick (1933) déclare « There is no obvious boundary between the dorsal sector of the anterior olfactory nucleus and the dorsal pallial area » ; en fait, le pallium dorsal débute au sein de la partie moyenne du nucleus olfactorius anterior, par un neuropile dorsal antérieur (bien net au Bodian) qui perturbe la densité nucléaire. Dans cette zone de transition, ce sont surtout les critères cytologiques qui permettent d'individualiser le pallium dorsal du reste des structures télencéphaliques. L'intensité de l'évagination dans la région télencéphalique postérieure place le pallium dorsal dans

une position de plus en plus dorsale. Elle est responsable aussi d'une tendance à l'alignement en files radiaires des cellules palliées, près de l'angle dorsal, comme l'a déjà noté Clairambault (1963) pour l'archipallium du Discoglosse (Anoure). L'épaisseur du pallium dorsal est bien plus réduite que celle du pallium latéral ou surtout de l'archipallium.

Les noyaux du pallium dorsal présentent une plage cytoplasmique colorée par le Crésyl-violet ; elle n'existe pas dans l'archipallium, mais on la retrouve dans le pallium latéral. La différence de chromaticité des noyaux du pallium dorsal avec ceux des couches voisines n'est pas évidente après coloration aux oxazines. En revanche, la réaction de Feulgen montre une intensité intermédiaire entre celle (élevée) du pallium latéral et celle de l'archipallium. Les noyaux externes du pallium dorsal sont petits, peu denses et présentent une forte réaction au Feulgen. La quantité de lipides (au Flemming), bien que plus élevée dans la portion caudale du pallium dorsal, reste toujours plus faible que dans l'archipallium.

7. **Le pallium latéral**

Nous proposons (tabl. I) de mettre en synonymie avec le pallium latéral la partie caudale du nucleus olfactorius lateralis de Söderberg (1922) et une partie du pallium de Bochenek (1899). Le nucleus olfactorius anterior dorso lateralis du Necture est assez mal délimité selon Herrick (1933) « ... its gray substance is similarly continuous in front with that of the olfactory bulb and behind with the primordial pyriform » : nous proposons de le rattacher au pallium latéral.

Latéralement, le pallium latéral de la Salamandre est bordé successivement par le bulbe olfactif accessoire, le striatum, l'épistriatum et la région postérieure des noyaux des commissures (le sulcus endorhinalis est bien visible dans la région antérieure puis il s'estompe). Le pallium dorsal (sulcus rhinalis) borde, médialement, le pallium latéral sur toute sa longueur. En raison de l'évagination prononcée du télencéphale postérieur, le pallium latéral passe progressivement d'une position dorsale à une situation nettement latérale. Le pallium latéral est issu de la partie dorsale du nucleus olfactorius anterior et s'achève à l'extrémité caudale de l'hémisphère cérébral.

La réaction de Feulgen est plus intense dans le pallium latéral que dans le pallium dorsal. En revanche, les « grains » du bulbe olfactif accessoire et les noyaux striataux ont une réaction plus forte que celle des noyaux du pallium latéral. On remarque autant de globules lipidiques dans le pallium latéral que dans la couche des « grains » du bulbe olfactif accessoire, mais leur quantité s'élève dans le striatum.

8. **L'archipallium** (s. l.)

Chez les Anoures, Clairambault et Derer (1968) ne divisent pas l'archipallium, tandis qu'Hoffman (1966) y voit le primordium de plusieurs aires (subiculum, corne d'Ammon et gyrus dentatus). L'archipallium (s. l.) des Urodèles semble être une structure bipartite. Chez l'Ambystome, Herrick (1927) déclare repérer dans le milieu de l'archipallium (s. l.) une dépression ou un sillon : « This marks an ill defined difference in histological structure between its dorsal and ventral parts, the cells of the ventral part tending toward more irregular arrangement. This is correlated with a difference in the fiber connection of the two parts... ». Un peu plus loin l'auteur précise : « The dorsal part of the hippocampal area receives very numerous correlation from primordium pallii dorsalis and dis-

charges very freely into it ». A propos du Necture, HERRICK (1933) note une différence moins prononcée entre les deux parties de l'archipallium (s. l.). Chez la Salamandre, KUHLENBECK (1921) distingue une portio dorsalis et une portio ventralis, SÖDERBERG (1922) divise l'archipallium en général pallium (dorsal) et hippocampal pallium (ventral) : nous suivons ces auteurs en reconnaissant aussi un archipallium dorsal et un archipallium ventral.

Chez la Salamandre, l'archipallium (s. l.) se différencie à partir de la zone ventrale du nucleus olfactorius anterior et s'étend jusqu'au pôle caudal de l'hémisphère cérébral. Ventralement, il est bordé par le noyau antéro-septal, le septum (s. s.) (sulcus limitans medialis) et la pars supraforaminalis septi ; dorsalement, il affronte le pallium dorsal (l'angle dorsal n'est pas une limite précise). Dans les niveaux postérieurs, il y a une augmentation de toute la couche cellulaire périventriculaire. Les noyaux archipalliaux présentent un cône cytoplasmique coloré par les oxazines. L'archipallium (s. l.) est une aire riche en globules lipidiques groupés à un ou plusieurs à proximité des noyaux. L'archipallium dorsal envahit toute la paroi hémisphérique médiale, ce qui n'est pas le cas de l'archipallium ventral. Dans l'archipallium dorsal, la réaction de Feulgen est beaucoup moins intense que dans le pallium dorsal et un peu plus faible que dans l'archipallium ventral ; celui-ci réagit moins que le septum (s. s.). La coloration des noyaux archipalliaux aux oxazines donne les mêmes indications que la réaction de Feulgen.

9. **L'amygdale** (s. l.)

L'amygdale des Vertébrés a fait l'objet d'une récente étude de SCHNITZLEIN, HOFFMAN, HAMEL et FERRER (1967) dans laquelle, pour les Amphibiens (Anoures surtout), l'amygdale est divisée en une portion corticomédiale (amygdale médiale) et basolatérale (amygdale basale). CLAIRAMBAULT (1967) a étudié le complexe strio-amygdalaire (des Anoures) et le situe parmi les autres masses télencéphaliques. HERRICK (1927), chez l'Ambystome, parle de l'amygdale en ces termes : « The amygdala is closely related structurally and physiologically with the dorsal nucleus of the striatum, the bed-nuclei of the anterior commissure, and the posterior part of the pyriform area » ; de plus cet auteur distingue difficilement deux noyaux amygdalaires. En revanche, chez le *Necturus* (HERRICK, 1933), « ... the loci of these nuclei can be identified, though their structural organization is even more obscure than in amblystoma » ; le nucleus amygdalae (médian) du Necture correspond peut-être à l'amygdale (s. l.) de la Salamandre.

L'amygdale (s. l.) de la Salamandre apparaît en arrière du niveau commissural ; ses contours sont assez difficiles à préciser, mais on distingue aisément une partie médiale (rostrale) d'une partie basale (caudale). La fusion entre les deux amygdales n'existe que dans les niveaux amygdalaires caudaux. L'amygdale (s. l.) est la structure télencéphalique la plus postérieure ; elle affronte dorsalement le striatum et ventralement le noyau préoptique ; elle a des noyaux qui réagissent moins au Feulgen que ceux du striatum ou du noyau préoptique. L'amygdale médiale présente une disposition en croissant, à concavité ventrale, tandis que l'amygdale basale se distingue de la masse nucléaire préoptique par des noyaux à répartition plus éparse. Il y a, semble-t-il, moins de globules lipidiques dans l'amygdale basale que dans l'amygdale médiale.

Tableau II. — Caractéristiques quantitatives des diverses masses nucléaires télencéphaliques de *Salamandra salamandra*.

	Densité nucléaire quadratique moyenne [1] (dq)	Diamètre nucléaire moyen « rétracté » [2] (Dr)	Diamètre nucléaire moyen « frais » [2] (Df)	Nombre de photogrammes utilisés	Nombre de noyaux étudiés	Erreur standard (Sm %)	Écart-type (σ)	Volume « frais » [3] (Vf)	Nombre de photogrammes utilisés
« Grains » du bulbe olfactif rostral	4 056			9		10,40	422	0,240	11
		13,81	18,33		58	7,36	1,02		
Noyaux mitraux du bulbe olfactif rostral	790			10		43,63	345	0,700	11
		16,00	21,23		52	10,65	1,70		
« Grains » du bulbe olfactif caudal	4 275			16		9,38	401	0,420	11
		14,14	18,76		102	10,05	1,42		
Noyaux mitraux du bulbe olfactif caudal	1 311			18		22,64	297	1,060	11
		16,18	21,47		85	10,28	1,67		
Nucleus olfactorius anterior	3 282			11		5,25	172	0,240	4
		15,36	20,38		140	9,79	1,50		
Archipallium dorsal	736			14		33,55	247	0,845	16
		17,44	23,14		85	11,59	2,02		
Archipallium ventral	993			15		31,25	310	0,845	16
		14,47	19,20		114	7,81	1,13		
Pallium dorsal	2 906			18		11,41	332	1,830	19
		16,72	22,19		236	9,64	1,61		

Pallium latéral	3 408			13		10,13	345	0,910	19
		15,96	21,18		181	9,01	1,44		
Épistriatum	3 410			10		11,85	404	0,120	5
		14,16	18,79		147	11,45	1,62		
Striatum	3 885			13		9,51	369	1,160	10
		14,66	19,46		182	8,52	1,25		
Noyau antéro-septal	2 760			5		8,34	230	0,120	3
		14,02	18,60		56	9,07	1,27		
Septum médial	1 500			10		40,73	611	0,100	6
		14,23	18,88		99	9,08	1,29		
Septum latéral	2 063			8		12,41	256	0,090	6
		14,74	19,56		95	6,94	1,02		
Noyau inter-striato-septal	3 156			9		6,36	201	0,360	6
		13,78	18,29		90	9,96	1,37		
Noyaux des commissures	2 357			7		37,85	892	0,250	3
		14,01	18,59		77	9,22	1,29		
Amygdale médiale	2 550			8		18,63	475		
		14,42	19,13		60	8,97	1,29	0,100	2
Amygdale basale	2 075	14,53	19,28	8	87	18,35	381		
						9,72	1,41		

1. Nombre total de noyaux au millimètre carré.
2. En microns.
3. En millimètres cubes.

III. Étude quantitative

1. Densité quadratique et diamètre nucléaires des structures télencéphaliques

Pour chaque structure télencéphalique étudiée qualitativement, nous avons entrepris une étude quantitative de la densité et du diamètre nucléaires, dans des conditions précisées précédemment. Pour illustrer nos résultats, nous avons établi des diagrammes polaires qui ont l'avantage de donner, pour le critère retenu, un polygone caractéristique de l'espèce (fig. 5). La comparaison rapide d'un même critère ou de critères différents, pour des individus d'une même espèce ou d'espèces différentes, se trouve ainsi facilitée.

a — *Densité quadratique* (tabl. II et fig. 5)

Le tableau II donne la valeur moyenne de la densité quadratique pour les diverses structures télencéphaliques. Entre la structure la plus pauvre en cellules (l'archipallium dorsal) et la plus riche (la couche des grains du bulbe olfactif caudal), les valeurs sont entre elles comme 1 et 7,78 ; ces deux structures présentent une variation de l'ordre de 700 %. Bauchot (1963) a trouvé un pourcentage plus élevé, 1 200 % pour l'ensemble des noyaux diencéphaliques des Insectivores. Si l'on effectue un classement par ordre croissant de densité quadratique, pour les diverses masses nucléaires, on obtient : archipallium dorsal, couche des noyaux mitraux du bulbe olfactif rostral, archipallium ventral, couche des noyaux mitraux du bulbe olfactif caudal, septum médial, septum latéral, amygdale basale, noyaux des commissures, amygdale médiale, noyau antéro-septal, pallium dorsal, noyau inter-striato-septal, nucleus olfactorius anterior, pallium latéral, épistriatum, striatum, couche des grains du bulbe olfactif rostral, couche des grains du bulbe olfactif caudal. Le nombre de photogrammes utilisés varie de 5 pour le noyau antéro-septal à 18 pour la couche des noyaux mitraux du bulbe olfactif accessoire et le pallium dorsal (moyenne générale = 11). L'erreur standard pour cent est en moyenne de 19, ce qui est peu par rapport à la variation totale de la densité quadratique qui atteint presque 700 %.

Dans le septum médial (Sm % = 40,73 et dq = 1 500), les noyaux sont regroupés par petits amas qui n'ont pas de répartition régulière ; de plus, dans la zone rostrale de cette structure, la densité est beaucoup plus faible que dans sa portion caudale où elle atteint une valeur maximale au niveau du foramen de Monro. Dans la couche mitrale du bulbe olfactif principal (dq = 790, Sm % = 43,63) et dans les noyaux des commissures (dq = 2 357, Sm % = 37,85), l'abondance des fibres ne permet pas de donner une densité avec une bonne approximation. En ce qui concerne l'archipallium (s. l.), la densité n'est pas connue avec précision (dq = 736, Sm % = 33,55 et dq = 993, Sm % = 31,25), mais elle est très caractéristique de cette structure. Le nucleus olfactorius anterior (dq = 3 282, Sm % = 5,25) a des noyaux rangés parallèlement et régulièrement le long du ventricule latéral.

Le striatum pris dans son ensemble fournit les résultats suivants : dq = 3 885, Sm % = 9,51. Nous avons étudié la densité nucléaire dans une zone dorsale et une zone ventrale (séparées l'une de l'autre par un sillon striatal faible et inconstant). Pour le striatum dorsal, nous obtenons dq = 4 000, Sm % = 11,94, σ = 477 et pour le striatum ventral dq =

3 933, Sm % = 8,76, σ = 344. La comparaison de ces résultats par le test de Student-Fischer montre qu'ils ne sont pas significativement différents (20 % < t = 0,28 < 30 %). L'étude quantitative de la densité nucléaire n'autorise pas la division du striatum en deux aires.

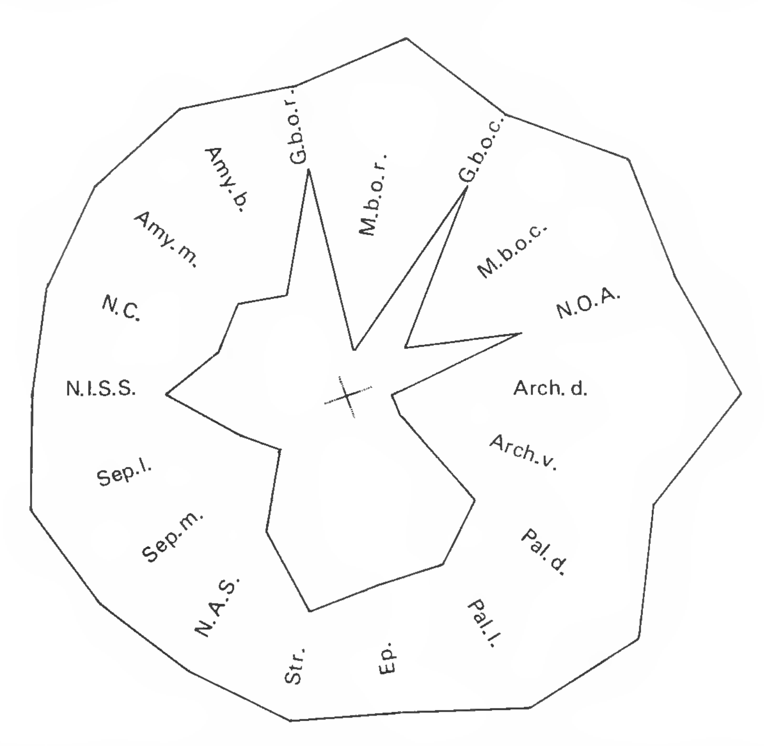


Fig. 5. — Diagrammes polaires de la densité nucléaire quadratique moyenne (diagramme central) et du diamètre nucléaire moyen (diagramme concentrique) des diverses structures télencéphaliques de *S. salamandra*.

Amy.b., amygdale basale ;Amy.m., amygdale médiale ; Arch.d., archipallium dorsal ; Arch.v., archipallium ventral ; Ep., épistriatum ; G.b.o.c., couche des « grains » du bulbe olfactif caudal ; G.b.o.r., couche des « grains » du bulbe olfactif rostral ; M.b.o.c., couche des cellules mitrales du bulbe olfactif caudal ; M.b.o.r., couche des cellules mitrales du bulbe olfactif rostral ; N.A.S., noyau antéro-septal ; N.C., noyau des commissures ; N.I.S.S., noyau inter-striato-septal ; N.O.A., nucleus olfactorius anterior ; Pal.d., pallium dorsal ; Pal.l., pallium latéral ; Sep.l., septum latéral ; Sep.m., septum médial ; Str., striatum.

b — *Diamètre nucléaire* (tabl. II et fig. 5)

Le tableau II indique la valeur moyenne du diamètre des noyaux des diverses structures télencéphaliques. Entre la structure aux cellules les plus grandes (l'archipallium dorsal : Dr = 17,44) et celle aux cellules les plus petites (les « grains » du bulbe olfactif principal : Dr = 13,81), le rapport des valeurs est de 1,26 ; ces deux structures présentent une variation de l'ordre de 26 %, bien plus faible que celle (100 %) trouvée par Bauchot (1963) pour l'ensemble des noyaux dienéphaliques des Insectivores. En valeurs extrêmes, le

rapport entre le noyau télencéphalique le plus gros et le noyau le plus petit est d'environ 2. Si l'on effectue un classement par ordre croissant du diamètre nucléaire, on obtient : noyau inter-striato-septal, « grains » du bulbe olfactif rostral, noyaux des commissures, noyau antéro-septal, « grains » du bulbe olfactif caudal, epistriatum, septum médial, amygdale médiale, archipallium ventral, amygdale basale, striatum, septum latéral, nucleus olfactorius anterior, pallium latéral, couche mitrale du bulbe olfactif rostral, couche mitrale du bulbe olfactif caudal, pallium dorsal, archipallium dorsal. L'ordre n'est pas inverse de celui qu'on obtient par classement des structures d'après leur densité quadratique.

A partir des valeurs des diamètres nucléaires « rétractés » (Dr), nous avons déduit par calcul les valeurs « fraîches » (Df) en supposant nulle, sur les noyaux, la déformation due au microtome et, constante, dans chaque dimension de l'espace, la rétraction due aux préparations histologiques. Ces deux hypothèses n'ayant pas été vérifiées, il convient d'accorder seulement une valeur indicative aux calculs des diamètres nucléaires « frais ». Toutefois, le calcul de l'écart-type et de l'erreur standard pour cent s'applique aux deux valeurs du diamètre nucléaire.

Le nombre de noyaux ayant servi à l'estimation du diamètre moyen varie de 52 pour les noyaux mitraux du bulbe olfactif rostral à 236 pour le pallium dorsal ; en moyenne, nous avons travaillé sur 108 noyaux par structure. L'erreur standard $\%_0$ présente une variation beaucoup plus faible pour le diamètre nucléaire que pour la densité quadratique ; elle va de 6,94 $\%_0$ (pour le septum latéral) à 11,59 $\%_0$ (pour l'archipallium dorsal). En moyenne, l'erreur standard $\%_0$ est de 9,4, ce qui est élevé étant donné que la variation totale du diamètre nucléaire atteint seulement 27 $\%_0$. En fait, nous verrons dans le paragraphe suivant que le diamètre nucléaire est souvent un bon critère quantitatif pour la caractérisation des masses nucléaires, les unes par rapport aux autres.

A partir des mêmes photogrammes qui ont servi à rechercher une différence de densité au sein du striatum, nous avons tiré des valeurs moyennes du diamètre nucléaire dans les aires dorsale (Dr = 14,53, Sm $\%_0$ = 6,18, σ = 0,9) et ventrale (Dr = 14,31, Sm $\%_0$ = 8,15, σ = 1,17), sans pouvoir mettre en évidence des différences significatives (70 $\%_0$ < t = 1,27 < 80 $\%_0$). Le striatum ne peut pas se diviser en deux aires distinctes à partir de l'étude quantitative et qualitative que nous avons suivie.

c — *Comparaisons interstructurales de la densité et du diamètre nucléaires* (tabl. III)

Dans le tableau III nous avons comparé deux à deux les structures télencéphaliques en contiguïté topographique, sauf pour le septum latéral et les noyaux des commissures, ceci afin de rendre compte des différences quantitatives de densité et diamètre nucléaires qu'elles peuvent présenter. Les comparaisons établies s'appuient sur l'étude qualitative qui a permis de reconnaître les masses nucléaires et d'aider au choix de l'emplacement des photogrammes. Cependant, il est permis d'admettre que, dans les cas où la différenciation quantitative de deux structures s'accompagne d'une grande sécurité (t $\geqslant$ 95 $\%_0$), l'on puisse retenir l'étude quantitative pour suffisante à elle seule.

La simple lecture du tableau III dispense de longs commentaires, toutefois nous attirons l'attention sur quelques points. Quantitativement, la distinction entre les deux parties du bulbe olfactif (s. l.) repose sur une augmentation de la densité dans la couche mitrale quand on passe de la portion rostrale à la portion caudale (99 $\%_0$ < t = 4,03 < 999 $\%_{00}$),

Tableau III. — Comparaisons interstructurales de la densité et du diamètre nucléaires chez *Salamandras alamandra*[1].

Structures comparées		Résultats
Noyaux mitraux du bulbe olfactif rostral	« Grains » du bulbe olfactif rostral	t = 18,36 > 999 ‰ [2] t = 8,07 > 999 ‰ [3]
« Grains » du bulbe olfactif caudal	« Grains » du bulbe olfactif rostral	60 % < t = 1,27 < 70 % 90 % < t = 1,69 < 95 %
« Grains » du bulbe olfactif caudal	Noyaux mitraux du bulbe olfactif rostral	t = 23,54 > 999 ‰ t = 6,78 > 999 ‰
Noyaux mitraux du bulbe olfactif caudal	« Grains » du bulbe olfactif rostral	t = 17,48 > 999 ‰ t = 10,55 > 999 ‰
Noyaux mitraux du bulbe olfactif caudal	Noyaux mitraux du bulbe olfactif rostral	99 % < t = 4,03 < 999 ‰ 40 % < t = 0,61 < 50 %
Noyaux mitraux du bulbe olfactif caudal	« Grains » du bulbe olfactif caudal	t = 24,28 > 999 ‰ t = 9,07 > 999 ‰
Nucleus olfactorius anterior	« Grains » du bulbe olfactif rostral	t = 5,17 > 999 ‰ t = 8,56 > 999 ‰
Nucleus olfactorius anterior	« Grains » du bulbe olfactif caudal	t = 8,8 > 999 ‰ t = 6,52 > 999 ‰
Archipallium dorsal	Nucleus olfactorius anterior	t = 30,33 > 999 ‰ t = 8,2 > 999 ‰
Archipallium ventral	Nucleus olfactorius anterior	t = 23,96 > 999 ‰ t = 5,34 > 999 ‰
Archipallium ventral	Archipallium dorsal	95 % < t = 2,48 < 98 % t = 12,17 > 999 ‰
Pallium dorsal	Nucleus olfactorius anterior	99 % < t = 4,01 < 999 ‰ t = 8,29 > 999 ‰
Pallium dorsal	Archipallium dorsal	t = 21,21 > 999 ‰ 99 % < t = 2,96 < 999 ‰
Pallium latéral	« Grains » du bulbe olfactif caudal	t = 6,26 > 999 ‰ t = 10,52 > 999 ‰

1. Par le test de Student-Fischer.
2. Densité nucléaire.
3. Diamètre nucléaire.

Structures comparées		Résultats
Pallium latéral	Noyaux mitraux du bulbe olfactif caudal	t = 17,68 > 999 ‰ 60 % < t = 1,03 < 70 %
Pallium latéral	Nucleus olfactorius anterior	70 % < t = 1,16 < 80 % t = 3,66 > 999 ‰
Pallium latéral	Pallium dorsal	99 % < t = 4,06 < 999 ‰ t = 5,04 > 999 ‰
Épistriatum	Pallium latéral	t = 0,01 < 10 % t = 10,5 > 999 ‰
Striatum	« Grains » du bulbe olfactif caudal	98 % < t = 2,72 < 99 % 99 % < t = 3,17 < 999 ‰
Striatum	Noyaux mitraux du bulbe olfactif caudal	t = 20,76 > 999 ‰ t = 7,6 > 999 ‰
Striatum	Pallium latéral	99 % < t = 3,4 < 999 ‰ t = 9,17 > 999 ‰
Striatum	Épistriatum	98 % < t = 2,9 < 99 % 99 % < t = 3,08 < 999 ‰
Noyau antéro-septal	« Grains » du bulbe olfactif caudal	t = 10,55 > 999 ‰ 40 % < t = 0,55 < 50 %
Noyau antéro-septal	Noyaux mitraux du bulbe olfactif caudal	t = 11,64 > 999 ‰ t = 8,71 > 999 ‰
Noyau antéro-septal	Nucleus olfactorius anterior	99 % < t = 4,53 < 999 ‰ t = 6,41 > 999 ‰
Noyau antéro-septal	Archipallium ventral	t = 13,54 > 999 ‰ 95 % < t = 2,28 < 98 %
Noyau antéro-septal	Striatum	t = 7,74 > 999 ‰ 99 % < t = 3,34 < 999 ‰
Septum médial	Archipallium ventral	95 % < t = 2,42 < 98 % 80 % < t = 1,44 < 90 %
Septum médial	Noyau antéro-septal	99 % < t = 5,76 < 999 ‰ 60 % < t = 1 < 70 %
Septum latéral	Archipallium ventral	t = 8,84 > 999 ‰ 99 % < t = 1,76 < 999 ‰
Septum latéral	Noyau antéro-septal	99 % < t = 5,09 < 999 ‰ t = 3,6 > 999 ‰

Structures comparées		Résultats
Septum latéral	Septum médial	95 % < t = 2,64 < 98 % 99 % < t = 3,03 < 999 ‰
Noyau inter-striato-septal	Striatum	t = 5,96 > 999 ‰ t = 5,17 > 999 ‰
Noyau inter-striato-septal	Noyau antéro-septal	95 % < t = 3,22 < 98 % 70 % < t = 1,08 < 80 %
Noyau inter-striato-septal	Septum médial	t = 8,1 > 999 ‰ 95 % < t = 2,34 < 98 %
Noyau inter-striato-septal	Septum latéral	t = 9,71 > 999 ‰ t = 5,37 > 999 ‰
Noyaux commissuraux	Striatum	99 % < t = 4,33 < 999 ‰ t = 3,75 > 999 ‰
Noyaux commissuraux	Septum latéral	50 % < t = 0,84 < 60 % t = 4,01 > 999 ‰
Noyaux commissuraux	Noyau inter-striato-septal	90 % < t = 2,32 < 95 % 70 % < t = 1,14 < 80 %
Amygdale médiale	Striatum	t = 6,78 > 999 ‰ 80 % < t = 1,3 < 90 %
Amygdale basale	Amygdale médiale	90 % < t = 2,21 < 95 % 30 % < t = 0,5 < 40 %

ce qui peut s'expliquer par une diminution du réseau fibreux. Le critère qualitatif d'apparition du nucleus olfactorius anterior est bien plus net. Le noyau antéro-septal se distingue parfaitement quantitativement de toutes les structures voisines sauf du noyau inter-striato-septal (70 % < t < 98 %). Il n'y a guère de différence entre l'amygdale médiale et l'amygdale basale, sauf peut-être pour leur densité nucléaire, mais nous sommes dans une position limite pour reconnaître quantitativement l'existence de deux aires différentes.

Les masses nucléaires de la Salamandre peuvent, dans l'ensemble, se caractériser aisément par des critères histologiques quantitatifs, tels que la taille et la densité nucléaires. Il convient aussi de faire appel aux caractères topographiques, particulièrement dans le cas de la distinction entre les deux couches granulaires du bulbe olfactif principal et entre les deux amygdales. L'agencement nucléaire peut aider à la reconnaissance et à l'isolement de structures comme le nucleus olfactorius anterior ou l'épistriatum. L'étude caryologique que nous avons réalisée précédemment se trouve confirmée par les distinctions d'ordre quantitatif qui viennent d'être établies.

2. **Volume des structures télencéphaliques** (tabl. II)

Dans la perspective de comparaisons interspécifiques des structures télencéphaliques chez les Urodèles, nous avons recherché leur volume frais chez la Salamandre.

Le mode de calcul du volume d'une structure a déjà été exposé ; c'est l'erreur sur son estimation que nous allons envisager maintenant. La déformation des coupes, due au microtome, provoque un tassement de leur section mais n'en affecte pas la surface ; le volume déduit de cette surface est donc inchangé. Nous n'avons pas procédé à un découpage entre substance grise et substance blanche en raison de la trop grande incertitude qui existerait dans la délimitation des deux aires. En effet, dans la plupart des cas, les noyaux à la périphérie de la substance grise sont très épars. Le nombre de photogrammes (tabl. II) utilisés pour le calcul du volume de chaque structure est en moyenne de 9 ; il est très faible pour l'amygdale, les noyaux des commissures et le noyau antéro-septal dont l'estimation des volumes est plus imprécise. Dans le calcul du volume de la couche mitrale du bulbe olfactif principal, nous avons introduit la couche pexiforme et la couche glomérulaire, faute de reconnaître des limites précises entre les trois structures avec la coloration au Crésyl-violet. En général, les structures ont une forme régulière ; seule l'amygdale a un aspect bizarre qui gêne la connaissance de son volume par la méthode employée. La variation du poids du papier des photogrammes entraîne une petite erreur que nous avons limitée en prenant, pour une structure donnée, du papier photographique issu d'une même boîte, traité dans les mêmes conditions de développement et de fixation. Le poids de l'étalon de mesure est une valeur moyenne. Les délimitations architecturales ne sont pas toujours commodes à établir avec précision, ce qui entraîne une marge d'incertitude dans la connaissance exacte du volume d'une structure. On peut espérer que, dans des études comparées, cette erreur technique ne viendra pas trop perturber les estimations volumétriques comme chez le Scinque, étudié par Bauchot et Platel (1971). Chez cet animal, les variations individuelles du volume d'une structure sont réduites. Il conviendrait de connaître l'importance de cette variation, chez la Salamandre, avant d'entreprendre des comparaisons interspécifiques du volume des structures.

Chaque structure est caractérisée par son volume qui comprend la substance grise et la substance blanche avoisinante, sauf l'amygdale (s. l.) et la couche des « grains » du bulbe olfactif principal. Les structures périventriculaires sont comparables entre elles par leur mode de découpage. Le classement par ordre croissant de volume s'établit ainsi : Épistriatum et noyau antéro-septal, septum (s. l.), nucleus olfactorius anterior, noyaux des commissures, noyau inter-striato-septal, pallium latéral, striatum, archipallium (s.l.), pallium dorsal (tabl. II). Le pallium (s. l.), l'archipallium (s. l.) et le striatum sont très volumineux. La couche des grains comme la couche mitrale sont plus importantes volumétriquement dans le bulbe olfactif caudal que dans le bulbe olfactif rostral.

DISCUSSION — CONCLUSION

L'étude des masses nucléaires du télencéphale de *Salamandra salamandra* (L.) débouche sur un certain nombre de réflexions méthodologiques et de remarques d'intérêt plus général.

Nous avons déjà signalé que le microtome entraîne une petite déformation des coupes, sans importance pour l'exploitation d'une mesure quadratique ou cubique, mais ce n'est peut-être pas le cas pour une mesure linéaire (diamètre d'un noyau). Nous remédierons à cette difficulté en réalisant nos études quantitatives comparées sur des coupes transversales toujours coupées de bas en haut. Il serait important de connaître l'amplitude de la variabilité d'un encéphale d'Urodèle, afin de s'entourer de garanties suffisantes pour la connaissance quantitative d'une espèce. NEIMANIS (1931) a tenté d'apprécier la variabilité intraspécifique de *Triturus cristatus* (Laur.). Ses résultats sont difficilement utilisables car cet auteur relève des différences qualitatives et son étude quantitative porte sur des mensurations externes dont nous avons déjà dénoncé le caractère insuffisant. Le nombre important de noyaux étudiés, pour chaque structure télencéphalique de la Salamandre, permet, en s'entourant de garanties statistiques suffisantes, d'obtenir un résultat sur leur diamètre et leur densité. En revanche, l'estimation volumétrique d'une structure n'est réalisée que par une valeur unique et il serait intéressant de savoir si les variations intraspécifiques restent assez faibles par rapport à la variabilité interspécifique.

Plusieurs auteurs ont relevé, chez les Vertébrés inférieurs, une certaine asymétrie des structures : NEIMANIS (1931) sur *T. cristatus*, BRAITENBERG et KEMALI (1970) sur l'Anguille, la Grenouille verte et *T. cristatus*, BAUCHOT et PLATEL (1971) sur le Scinque. Dans ce dernier cas, les auteurs soulignent l'intérêt qu'il y aurait à entreprendre des études neuroanatomiques sur l'asymétrie, parallèlement à des observations de comportement. NEIMANIS ne fait que noter quelques différences qualitatives secondaires sur la forme du télencéphale, tandis que KEMALI et BRAITENBERG décrivent une asymétrie de l'épithalamus. Chez *Rana esculenta*, ces auteurs ont étudié quantitativement diverses régions du complexe habénulaire et ont mis en évidence des différences significatives. L'exemple pris par KEMALI et BRAITENBERG porte sur une structure dont on décèle l'asymétrie par simple examen d'une coupe, ce qui n'est pas le cas dans le télencéphale de la Salamandre. Il serait souhaitable, pour s'entourer du maximum de garanties, de tester les deux moitiés d'un télencéphale d'Urodèle ; il est probable d'ailleurs que la variation enregistrée serait faible.

Nous avons fait l'étude des masses nucléaires de la Salamandre en précisant leurs caractères cytologiques et leurs limites. La substance blanche est constituée essentiellement de fibres qui peuvent être afférentes ou efférentes à la masse nucléaire considérée, ou bien simplement « de passage ». Aussi, pour pouvoir comparer le volume de la même masse nucléaire chez deux espèces différentes, il faut que les tractus soient semblables d'une espèce à l'autre, ce qui est probable mais n'est pas démontré. Il est facile, en neuroanatomie quantitative, d'estimer le niveau fonctionnel d'une masse nucléaire par le nombre total de noyaux ; on obtient ce dernier en multipliant la densité globale par le volume de la masse nucléaire. Ces résultats sont toujours approximatifs pour de multiples raisons que nous n'évoquerons pas ici. Dans l'étude de la densité nucléaire de la Salamandre, nous avons fourni une densité locale ; une densité nucléaire globale pourrait être estimée en calculant le nombre de noyaux sur un échantillon différent. De cette densité quadratique globale, il serait aisé de déduire une densité cubique qui, multipliée par le volume de la structure, donnerait une indication de son niveau fonctionnel. Mais l'intérêt du calcul d'une densité globale serait surtout de tenir compte du gradient dans la répartition nucléaire d'une structure que l'on examine chez certaines espèces et que ne traduit pas la den-

sité locale. Ceci est particulièrement important si l'on songe aux phénomènes de corticalisation dont la signification évolutive est évidente.

Une autre question, dont il est important de discuter, concerne la névroglie ; sa mise en évidence élective fait appel à des techniques bien particulières que nous n'avons pas employées. Van Gehuchten (1897), à propos du ganglion basal (= striatum) de l'encéphale de la Salamandre, ne signale que les cellules épendymaires pour toute névroglie. Ce même auteur, en 1898, à propos de la moelle épinière de la larve de *Salamandra maculosa*, indique que « la névroglie de la moelle épinière des larves de la Salamandre est formée principalement par des cellules épendymaires ». Il note aussi que ces cellules peuvent s'éloigner du canal médullaire. Kuhkenbeck (1921), chez les Urodèles (*Salamandra maculosa* ?), signale la présence d'éléments névrogliques divers : « Ependym, Mooszelle und Astrocyt », mis en évidence « Nach mehreren Golgi-Bildern Kombiniert ». Sur des préparations de *Necturus*, Herrick (1933) constate que : « In Golgi preparations there are throughout the brain undifferentiated elements of uncertain significance ; they may be neurons, glia, or indifferents cells ». L'auteur précise qu'il n'a pas pu identifier la névroglie libre de Kuhlenbeck (en particulier), ceci nécessitant l'emploi d'une technique adéquate. En 1948, Herrick déclare à propos du tissu nerveux : « The non nervous components of this tissue comprise the blood vessels, ependyma, and a small number of cells of uncertain relationships which are regarded as undifferentiated free glial cells or transitional elements ». Récemment, Schonbach (1969) étudie la névroglie (en microscopie électronique et photonique) de la moelle épinière de *Triturus viridescens* (= *Notophthalmus viridescens*), dans laquelle elle reconnaît trois types d'éléments gliaux : épendyme, astrocytes et oligodendrocytes. Ces deux derniers types présentent quelques ressemblances morphologiques avec la névroglie mammalienne. L'auteur précise : « They are located either near the neurons, the intramedullary vessels, the pia, or the myelin sheath ». La planche I de Schonbach représente la moelle en microscopie optique après coloration au Bleu de méthylène ; les astrocytes sont, dans l'ensemble, plus colorés que les neurones, les oligodendrocytes sont petits, à contour cellulaire irrégulier et fortement colorés. Sur les photogrammes d'encéphale de la Salamandre, nous avons parfois repéré des oligodendrocytes, en fort petit nombre d'ailleurs ; quant aux astrocytes, il ne nous a pas été possible de les distinguer des neurones. En revanche, comme l'épendyme et les vaisseaux ont pu être aisément repérés, nous n'en avons pas tenu compte au cours de cette étude. Il est permis de retenir les astrocytes (nourriciers des neurones) et des oligodendrocytes (producteurs de myéline) pour l'estimation du niveau fonctionnel d'une masse nucléaire. Les comparaisons quantitatives des différentes masses nucléaires de la Salamandre sont significatives, même avec un décompte de l'ensemble des noyaux. Quant aux comparaisons interspécifiques d'une même masse nucléaire, elles devraient être peu tributaires de l'élément névroglique que l'on peut raisonnablement considérer comme un facteur constant. L'étude quantitative du télencéphale de la Salamandre a porté sur l'ensemble des noyaux (hormis l'épendyme et les cellules sanguines) mais, pour les raisons que nous venons d'évoquer, il ne semble pas que cette démarche soit préjudiciable. Toutefois, dans les études à venir nous reprendrons ce problème si nous le jugeons nécessaire.

En ce qui concerne l'étude qualitative, nous avons beaucoup apprécié les résultats démonstratifs donnés par la réaction nucléale de Feulgen ; il est possible qu'une étude photocolorimétrique apporte des résultats quantitatifs, peut-être exploitables au même

titre que la densité et le diamètre nucléaires. Nous avons remarqué, par ailleurs, des différences fréquentes entre la Salamandre et les Anoures (Clairambault, 1967 ; Clairambault et Derer, 1968) dans les résultats de la coloration d'une masse nucléaire considérée comme homologue. Par exemple, Clairambault (1967) note un grand nombre de cellules en dégénérescence (au Flemming) dans le noyau inter-striato-septal du Discoglosse adulte ; ce n'est pas du tout le cas chez la Salamandre que nous avons étudiée. Qu'en est-il lors de comparaisons interspécifiques parmi les Urodèles ? Chez la Salamandre, les colorations et les méthodes quantitatives donnent des résultats complémentaires pour la connaissance des diverses structures. Dans l'établissement des limites interstructurales il existe, bien sûr, une petite part d'arbitraire ; elle se retrouvera conservée à l'examen de tout Urodèle et ne gênera aucunement les études comparatives ultérieures.

Nous avons, par cet examen critique des méthodes utilisées, dénoncé un certain nombre de difficultés mais la connaissance de l'encéphale des Urodèles, si l'on suit un protocole expérimental constant et rigoureusement défini, est d'un intérêt indiscutable. La méthode quantitative, par ses résultats chiffrés et statistiques, se montrera un outil indispensable pour la comparaison de la cytoarchitecture du télencéphale des Urodèles. L'étude d'autres espèces, par des méthodes quantitatives, permettra en particulier de répondre au souhait d'Herrick (1927) : « The dissociation of the more stable conservative factors from the more labile adaptations to specific modes of life is very difficult and in the present stage of our knowledge often impossible ». Depuis quelques années nous fixons des encéphales d'Urodèles et nous disposons actuellement de nombreuses espèces dans à peu près la moitié des 54 genres mondiaux (Brame, 1967). Ce travail sur la Salamandre est une étape dans l'exploitation de l'ensemble de notre matériel, dont l'étude devrait permettre de dégager un plan d'organisation commun à l'ordre. Les différences significatives familiales, génériques et spécifiques qui ne manqueront pas d'apparaître pourront être reliées à toutes les études de groupes chez les Urodèles, tant sur le plan anatomique que biologique, physiologique et écologique, en vue de contribuer à la systématique et à l'évolution de l'Ordre.

Remerciements

J'exprime toute ma respectueuse reconnaissance à M. le Pr R. Bauchot et à M. le Pr J. Guibé.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Allison, A. C., 1953. — The morphology of the olfactory system in the Vertebrates. *Biol. Rev.*, **28** : 195-244.

Ariëns Kappers, C. U., G. C. Huber et E. C. Crosby, 1936. — The comparative anatomy of the nervous system of Vertebrates ncluding man. III. Hafner, New-York, 2e éd. 1960 : 1240-1845.

Bauchot, R., 1963. — L'architectonie comparée, qualitative et quantitative du diencéphale des Insectivores. *Mammalia*, Paris, **27**, suppl. 1 : 1-400.

Bauchot, R., et R. Platel, 1971. — Aspects quantitatifs de l'encéphale de *Scincus scincus* (L.) (Reptilia, Sauria, Scincidae). Étude de la variabilité intraspécifique. *Zool. Anz.*, Leipzig, **187** (3/4) : 147-174.

Bergquist, H., 1932. — Zur Morphologie des Zwischenhirns bei niederen Wirbeltieren. *Acta zool.*, **13** : 57-304 + 7 dépl.

Bochenek, A., 1899. — Die Nervenbahnen des Vorderhirns von *Salamandra maculosa. Bull. int. Acad. Sci. Lett. Cracovie*, sér. A et B, **1** (7) : 338-346.

Braitenberg, V., et M. Kemali, 1970. — Exceptions to bilateral symetry in the epithalamus of the lower vertebrates. *J. Comp. Neurol.*, **138** : 137-146.

Brame, A., 1967. — A list of the world's recent and fossil salamanders. *Herpeton*, **2** (1) : 1-26.

Capanna, E., 1969. — Considerazioni sul Telencefalo degli Anfibi. *Atti Accad. naz. Lincei Memorie*, Classe di scienze fisiche, Roma, 8e sér., **9** (2) : 55-81.

Clairambault, P., 1963. — Le télencéphale de *Discoglossus pictus* (Oth.). Étude anatomique chez le têtard et chez l'adulte. *J. Hirnforsch.*, Berlin, **6** (2) : 87-121.

— 1967. — Le complexe strio-amygdalaire des Anoures. Éd. du CNRS, 163 : 281-294.

Clairambault, P., et E. Capanna, 1970. — Istologia del nucleo inter-striato-settale degli Anfibi anuri. *Accad. Lincei*, 8e sér., **48** (2) : 277-281 + 1 pl.

Clairambault, P., et P. Derer, 1968. — Contributions à l'étude architectonique du télencéphale des Ranidés. *J. Hirnforsch.*, Berlin, **10** (2) : 123-172.

Gabe, M., 1968. — Techniques histologiques. Masson, Paris, v + 1113 p.

Herrick, C. J., 1921. — The connections of the vomeronasal nerve, accessory olfactory bulb and amygdala in Amphibia. *J. comp. Neurol.*, **33** : 213-280.

— 1924. — The amphibian forebrain. II. The olfactory bulb of *Amblystoma. J. comp. Neurol.*, **37** : 273-396.

— 1927. — The amphibian forebrain IV. The cerebral hemispheres of *Amblystoma. J. comp. Neurol.*, **43** : 231-325.

— 1931. — The amphibian forebrain. V. The olfactory bulb of *Necturus. J. Comp. Neurol.*, **53** : 55-69.

— 1933. — The amphibian forebrain. VI. *Necturus. J. Comp. Neurol.*, **58** : 1-288.

— 1948. — The brain of the tiger salamander *Ambystoma tigrinum*. The University of Chicago press, Chicago et Londres, x + 407 p.

Hoffman, H., 1963. — The olfactory bulb, accessory olfactory bulb, and hemisphere of some Anurans. *J. Comp. Neurol.*, **120** : 317-368.

— 1966. — The hippocampal and septal formations in Anurans. *In* : Hassler et Stephan, Evolution of the forebrain, Thieme, Stuttgart : 61-72.

Homeyer, B., 1951. — Die Ontogenese cytoarchitektonischer Einheiten im Vorderhirn von *Triturus vulgaris* L. *Zool. Jb.*, Physiol., Jena, **63** (1) : 25-63.

Kemali, M., et V. Braitemberg, 1969. — Atlas of the frog's brain. Springer, Berlin, 74 p.

Kreth, H., 1930. — Über die Faserzüge im Zentralnervensystem von *Salamandra maculosa* L. *Z. mikrosk.-anat. Forsch.*, Leipzig, **23** : 239-320.

Kuhlenbeck, H., 1921. — Zur Morphologie des Urodelenvorderhirns. *Jena. Z. Naturw.*, **57** (3) : 463-490 + tab. 21-24.

Martoja, R., et M. Martoja, 1967. — Initiation aux techniques de l'histologie animale. Masson, Paris, 345 p.

Neimanis, E., 1931. — Individual variation of form of the brain of *Triton cristatus* Laur. and its relation to the specific variation of the brain Urodela. *Latv. biol. Biedr. Rak.*, Riga, **2** : 67-92.

Nieuwenhuys, R., 1964. — Further studies on the general structure of the Actinopterygian forebrain. *Acta morph. neerl.-Scand.*, **6** : 65-79.

— 1966. — The establishment of homologies in the central nervous system. *Acta morph. neerl.-Scand.*, **6** : 409.

— 1967. — Comparative anatomy of olfactory centres and tracts. *Progr. br. res.*, **23** : 1-64.

Nolte, A., 1953. — Die Abhängigkeit der Proportioneirung und Cytoarchitektonik des Gehirns von Körpergrösse bei Urodelen. *Zool. Jb.*, Physiol., Jena, **64** : 538-598.

Platel, R., 1969. — Étude cytoarchitectonique qualitative et quantitative des aires corticales d'un Saurien : *Scincus scincus* (L.) Scincidés. *J. Hirnforsch.*, Berlin, **11** (1/2) : 31-66.

Röhrs, M., 1955. — Vergleichende Untersuchungen an Hirnen verschiedener Urodelen. *Z. wiss. Zool.*, Leipzig, **158** (2/4) : 341-420.

Saban, R., 1973. — Le « fil d'Ariane » en anatomie comparée : les homologies. *Ouest Médical*, **26** (16) : 1647-1668.

Schnitzlein, H., H. Hoffman, E. Hamel, et N. Ferrer, 1967. — Parallelisms in fiber relations and variations in nuclear patterns in the phylogeny of the amygdala. *Arch. mex. Anat.*, **26** : 3-13.

Schonbach, C., 1969. — The neuroglia in the spinal cord of the newt *Triturus viridescens*. *J. Comp. Neurol.*, **135** : 93-119.

Södeberg, G., 1922. — Contributions to the forebrain morphology in Amphibians. *Acta zool.*, **3** : 65-121.

Thireau, M., R. Bauchot, R. Platel, et J. M. Ridet, 1973. — L'encéphale de *Salamandra salamandra fastuosa* Schreiber, 1912 (Amphibia, Caudata, Salamandridae). Étude préalable à des recherches quantitatives. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 3e sér., n° 106, Zool. 80 : 49-65.

Van Gehuchten, A., 1897. — Le ganglion basal et la commissure habénulaire dans l'encéphale de la Salamandre. *Bull. Acad. r. Belg. Cl. Sci.*, 3e sér., **34** : 38-67.

— 1898. — La moelle épinière des larves des Batraciens (*Salamandra maculosa*). *Archs Biol., Paris*, **15** (3) : 599-619 + 2 pl.

Manuscrit déposé le 8 mars 1974.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 3e sér., n° 297, mars-avril 1975, Zoologie 207 : 503-535.

Achevé d'imprimer le 19 juillet 1975.

IMPRIMERIE NATIONALE

5 564 001 5

Recommandations aux auteurs

Les articles à publier doivent être adressés directement au Secrétariat du *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, 57, rue Cuvier, 75005 Paris. Ils seront accompagnés d'un résumé en une ou plusieurs langues. L'adresse du Laboratoire dans lequel le travail a été effectué figurera sur la première page, en note infrapaginale.

Le *texte* doit être dactylographié à double interligne, avec une marge suffisante, recto seulement. Pas de mots en majuscules, pas de soulignages (à l'exception des noms de genres et d'espèces soulignés d'un trait).

Il convient de numéroter les *tableaux* et de leur donner un titre ; les tableaux compliqués devront être préparés de façon à pouvoir être clichés comme une figure.

Les *références bibliographiques* apparaîtront selon les modèles suivants :

Bauchot, M.-L., J. Daget, J.-C. Hureau et Th. Monod, 1970. — Le problème des « auteurs secondaires » en taxionomie. *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, 2e sér., **42** (2) : 301-304.

Tinbergen, N., 1952. — The study of instinct. Oxford, Clarendon Press, 228 p.

Les *dessins* et *cartes* doivent être faits sur bristol blanc ou calque, à l'encre de chine. Envoyer les originaux. Les *photographies* seront le plus nettes possible, sur papier brillant, et normalement contrastées. L'emplacement des figures sera indiqué dans la marge et les légendes seront regroupées à la fin du texte, sur un feuillet séparé.

Un auteur ne pourra publier plus de 100 pages imprimées par an dans le *Bulletin*, en une ou plusieurs fois.

Une seule épreuve sera envoyée à l'auteur qui devra la retourner dans les quatre jours au Secrétariat, avec son manuscrit. Les « corrections d'auteurs » (modifications ou additions de texte) trop nombreuses, et non justifiées par une information de dernière heure, pourront être facturées aux auteurs.

Ceux-ci recevront gratuitement 50 exemplaires imprimés de leur travail. Ils pourront obtenir à leur frais des fascicules supplémentaires en s'adressant à la Bibliothèque centrale du Muséum : 38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris.


MUSEUM
NATIONAL
D'HIST. NAT.